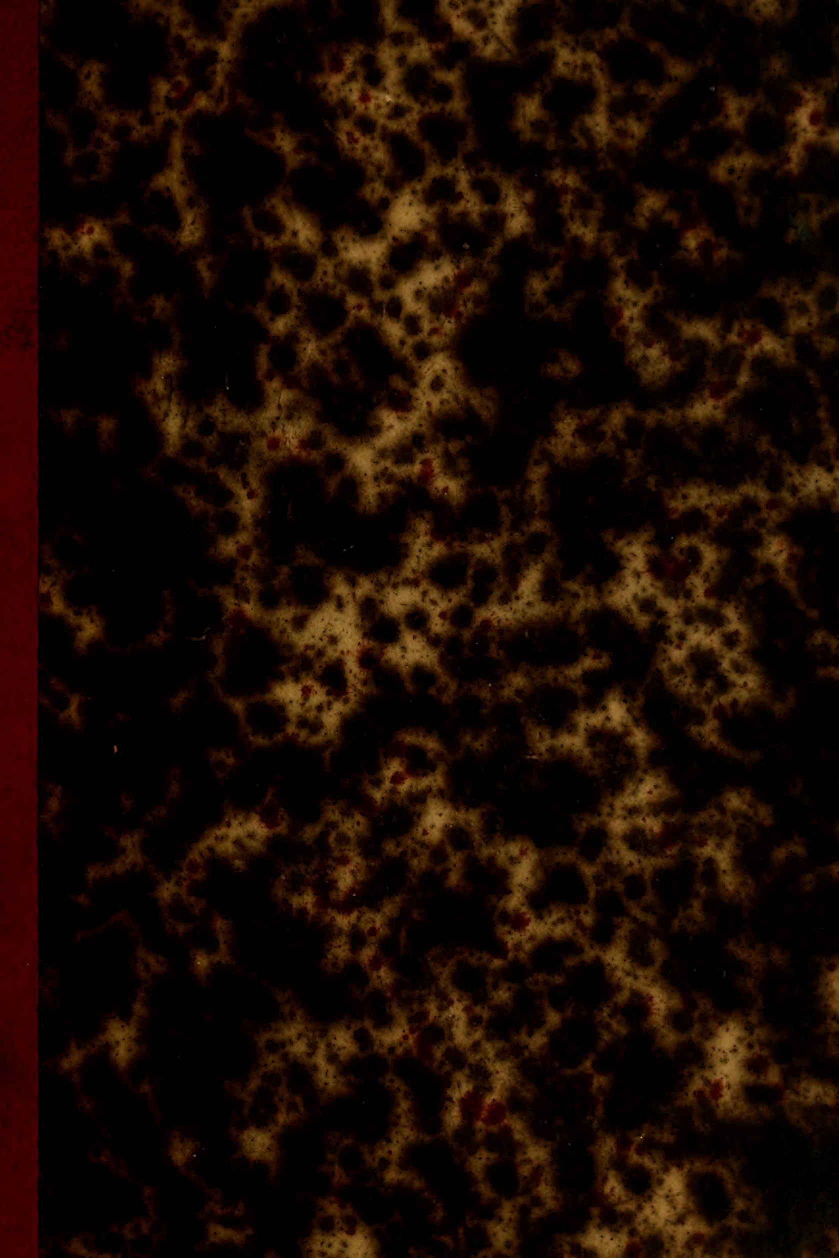


DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.

2. Theil.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. THEIL.

MIT 75 TAFELN UND 331 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904—1908.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. THEIL.

MIT 75 TAFELN UND 331 ABBILDUNGEN IM TEXT.

TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904—1908.

Inhaltsverzeichniss.

Des ganzen Werkes Lieferung 22.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN

UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891–1893

VON

RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. TEIL.

I. LIEFERUNG.

G. Alexander, Entwickelung und Bau des inneren Gehörorganes von Echidna aculeata. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierohres. — Rudolf Disselhorst, Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialen. — Franz Keibel, Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica. — Franz Keibel, Zur Entwickelung der Leber, des Pankreas und der Milz bei Echidna aculeata var. typica.

MIT 36 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 162 ABBILDUNGEN IM TEXT.

TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Semon, Dr. Richard, Professor, **Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen.

Erster Band: **Ceratodus.** 3 Lieferungen. Mit 17 lithogr. Tafeln und 9 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901. Preis: 88 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. — Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. — Hermann Braus, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. — Richard Semon, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 39 lithogr. Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. — Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. — F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. — C. Emery, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Teil: Makroskopische Anatomie. — Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. — F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. — Otto Seydel, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. — Ernst Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. — Alfred Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. — C. Emery, Hand und Fussskelett von Echidna hystrix. — Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns. — J. F. van Bemmelen, Der Schädelbau der Monotremen.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 3 Lieferungen. Mit 14 lithogr. Tafeln und 50 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901. Preis: 48 Mark.

Inhalt: W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitteilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. — Wolff v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia. — C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung. — F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. — Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper" bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden. — W. Weltner, Süsswasser-Schwämme. — Ernst Schulz, die Hornschwämme von Thursday Island und Amboina. — Oswald Kieschnick, Kieselschwämme von Amboina. — W. Weltner, Hydroiden von Amboina und Thursday Island. — Johann Staub, Neue Nemertinen aus Amboina. — K. M. Heller, Systematische Aufzählung der Coleopteren. — G. Horváth, Hemiptera. — Ernst Hentschel, Gorgonacea von Amboina und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. II. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Echinoidea. — Maximilian Meissner, Liste der von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Bryozoen. — Johannes Thiele, Proneomenia amboinensis n. sp. — Ant. Collin, Verzeichnis der von Professor R. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Polychäten. — Hermann August Krauss, Orthopteren aus Australien und dem Malayischen Archipel, gesammelt von Professor Dr. Richard Semon. — Paul Matschie, Die Chiropteren, Insectivoren und Muriden der Semon'schen Forschungsreise.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.

2. TEIL.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN

IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. TEIL.

MIT 36 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 162 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1904.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN

UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. TEIL.

I. LIEFERUNG.

G. Alexander, Entwickelung und Bau des inneren Gehörorganes von Echidna aculeata. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierohres. — Rudolf Disselhorst, Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialen. — Franz Keibel, Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica. — Franz Keibel, Zur Entwickelung der Leber, des Pankreas und der Milz bei Echidna aculeata var. typica.

MIT 36 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 162 ABBILDUNGEN IM TEXT.

TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Aus dem I. anatomischen Institut (Vorstand: Hofrath Professor ZUCKERKANDL) und dem pathologisch-anatomischen Institut (Vorstand: Hofrath Professor WEICHSELBAUM) der k. k. Universität in Wien.

Entwickelung und Bau des inneren Gehörorganes von Echidna aculeata.

Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierohres.

Von

Privatdozent Dr. G. Alexander,
Assistent der Ohrenklinik (Vorstand: Hofrath Professor POLITZER) an der k. k. Universität in Wien.

Mit Tafel I—XXIII und 24 Figuren im Text.

Einleitung.

In der Kenntniss der Phylogenese des Gehörapparates der Wirbelthiere ist durch die spärlichen Angaben über das innere Ohr der niederen Säuger eine Lücke gegeben, die jedem, der an stammesgeschichtliche Fragen des Gehörorganes herantritt, bemerkbar wird.

Selbst seit längerer Zeit mit vergleichend-anatomischen Studien des inneren Ohres beschäftigt, konnte ich es daher mit um so grösserer Freude begrüssen, als mir von Herrn Professor SEMON die Bearbeitung der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie des inneren Ohres von *Echidna aculeata* an seinem vorzüglichen Thiermaterial übertragen wurde. Die vorliegende Arbeit stellt das Resultat dieser Untersuchungen dar, sie wurde im November 1899 in Angriff genommen und im Februar 1903 zum Abschluss gebracht.

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Professor SEMON erhielt ich zunächst die bereits vorhandenen fertigen Schnittserien der *Echidna*-Embryonen (Stadium 40—47) und -Beuteljungen (Stadium 48—51) seines Materiales zur Untersuchung. Die Serien des letzteren erwiesen sich leider für meinen Zweck nicht ausreichend, und Herr Professor SEMON überliess mir sodann Köpfe der Beuteljungen von Stadium 48—51 und zur Fortführung meiner Untersuchung bis zum vollkommenen Abschluss der embryologischen Entwickelung und des Wachsthums die Schädelbasis eines *Echidna*-Jungen von 42 mm Kopflänge, sowie 2 Köpfe der erwachsenen *Echidna*. Von diesem Material habe ich selbst die Schnittserien angefertigt, die technische Arbeit war im August 1901 vollendet.

Im März 1902 wurde mir durch die Freundlichkeit des Herrn Professor SEMON und des Herrn Geheimrathes FÜRBRINGER das ältere Serienmaterial, das unterdessen anderen Bearbeitern übermittelt worden war und dessen Controldurchsicht mir für meine Arbeit erwünscht schien, abermals für mehrere Monate zur Verfügung gestellt.

Herrn Professor RICHARD SEMON in München, der es mir ermöglicht hat, an seinem prächtigen *Echidna*-Material die vorliegende Arbeit durchzuführen, spreche ich meinen herzlichen Dank aus, ebenso bin ich Herrn Geheimrath Professor MAX FÜRBRINGER in Heidelberg für seine wiederholten Bemühungen in der Auswahl und Uebersendung des Materiales zu tiefem Dank verpflichtet.

Für die Durchführung der Arbeit waren mir verschiedene Gesichtspunkte maassgebend. Die Grundlage des behandelten Themas musste in der descriptiven Untersuchung des häutigen Ohrlabyrinthes der erwachsenen *Echidna* gewonnen werden, dessen Studium ich daher dem der Labyrinthentwickelung bei *Echidna* nothwendiger Weise vorausgehen liess. In der Literatur sind diesbezüglich nur Einzelangaben vorhanden (s. u.), zusammenhängende Beschreibungen fehlen gänzlich. Dabei war eine möglichst genaue, mikroskopische Bearbeitung nöthig, um für das, was die Untersuchung der einzelnen Embryonalstadien bot, einen genügenden Hintergrund zu schaffen.

Die Resultate dieses Theiles der Untersuchung bilden den beschreibenden Theil der vorliegenden Arbeit.

Im vergleichenden Theil ist in Gruppirung nach den einzelnen Abschnitten des Ohrlabyrinthes die Form- und Gewebsentwickelung des inneren Gehörorganes der *Echidna* enthalten, er ist zugleich als Beitrag zur Phylogenese des Wirbelthierlabyrinthes gedacht; es sollte entschieden werden, welche Stellung dem *Echidna*-Labyrinth in der aufsteigenden Thierreihe zukommt und inwiefern verschiedene charakteristische Kennzeichen des Saurier-, Vogel- und Säugerohres in ihm zum Ausdruck gelangen.

Hierbei sind auch zum ersten Mal über die ontogenetische Entwickelung des „Lagena" genannten Labyrinthabschnittes eingehende Thatsachen gewonnen worden, so dass über die Embryologie der Lagena, die wegen ihrer unmittelbaren Nachbarschaft und des embryonalen, bisher fraglichen Zusammenhanges mit der Pars basilaris cochleae besonders interessant erscheint, genaue Angaben gemacht werden können.

Weiters galt es, an vergleichend-anatomische Fragen anzuknüpfen, die Retzius durch die Bearbeitung seines reichen Materiales, das jedoch keine *Echidna* enthielt[1], angeregt hat. Hierher gehört die Discussion über die Existenz der Macula neglecta, einer accessorischen Nervenendstelle des Ohrlabyrinthes der Saurier und Vogel, bei den niederen Säugethieren, der feinere Bau der Papilla basilaris cochleae der Monotremen, Ausbreitung, Form und Grösse des Ganglion nervi octavi, sowie die Verzweigungsweise des peripheren Hörnerven an der erwachsenen *Echidna*. Gerade die letztere Frage konnte exacte Beantwortung an dem vorliegenden Material erfahren, als Retzius selbst, nachdem er an seinem vergleichenden Thiermaterial die Verzweigungsweise und Entbündelung des Nervus acusticus untersucht hat, zu dem Schluss kommt, dass man diese Frage endgültig erst an dem *Echidna*-Labyrinth werde entscheiden können.

Endlich konnte ich an eigene Untersuchungen anknüpfen: so liessen mich (4) vergleichend-anatomische Befunde an den Vestibularganglien verschiedener höherer Säuger Communicationsfasersysteme annehmen, die sich nur an einzelnen, vorher untersuchten höheren Säugern constatiren liessen und bezüglich welcher von den Monotremen Aufschluss erwartet werden konnte. Untersuchungen über das Labyrinthpigment der höheren Säuger (8) liessen die Frage des Labyrinthpigments an den niederen Säugern interessant erscheinen. Endlich konnte ich an eigene embryologische Befunde anschliessen, die vorzugsweise die Pars inferior labyrinthi betreffen (5), Befunde, die in einiger Beziehung an dem mir vorher zugänglichen höheren Säugermaterial keine vollständige Klärung erfahren hatten und zu deren Illustration die Kenntniss der entsprechenden Verhältnisse an *Echidna* sich als unbedingt nöthig erwies: dahin gehört die Formentwickelung der Pars inferior labyrinthi, die Entwickelung des Ductus reuniens und des Vorhofblindsackes als selbständige Labyrinthabschnitte, endlich die Existenz einer selbständigen Nervenendstellen-Anlage im Ductus reuniens, einer Macula ductus reunientis, deren Nachweis mir unter den höheren Säugern beim Meerschweinchen gelungen ist. Meine Befunde gaben mir damals Veranlassung, in der Phylogenese eine Lagena cochleae und Lagena sacculi zu unterscheiden: beide besitzen mit Statolithen versehene Nervenendausbreitungen, welche im feineren Bau mit den Nervenendstellen der beiden Vorhofsäcke übereinstimmen, beide sind in functionstüchtiger Ausbildung am erwachsenen höheren Säugethier nicht mehr vorhanden. Als Homologon der Lagena sacculi, die bei den Fischen und Amphibien sehr schön entwickelt ist, wäre nach den bisherigen Befunden der Ductus reuniens der Säuger anzusehen, die Lagena cochleae findet sich dagegen in schönster Ausbildung bei den Reptilien und Vögeln.

Auch hier war von der *Echidna*, dem Uebergangsthier zwischen Saurier, Vogel und Säuger (als solches wird es von manchen Autoren aufgefasst), Aufschluss zu erhoffen: und das Studium der Ent-

---

1) Retzius selbst hat das innere Ohr der Monotremen nicht untersucht. Er sagt p. 361 seines Werkes: „Mir lag es unter anderem ob, zu wissen, ob die Macula ac. neglecta mit ihrem Nerven noch vorkommt, auch schien mir eine genaue Kenntniss der Gesammtgestalt des membranösen Gehörorganes mit seinen Umgebungen sehr wünschenswerth zu sein. Leider gelang es mir weder von den Monotremen noch von den niederen Marsupialiern brauchbares Material zu bekommen."

wickelung der Lagena bei *Echidna* bildete für mich fast den interessantesten Theil meiner Arbeit. Da hiermit auch zum ersten Mal die Entwickelung der Pars inferior bei Thieren, welche eine Lagena besitzen, genauer verfolgt worden ist, so kommt den Thatsachen, die sich hierbei ergeben haben, weitere Bedeutung zu.

Auch bezüglich einiger histologischer, in den Bereich der Norm fallender Varietäten bot *Echidna* Befunde, welche sich an solche, die ich (9) an höheren Säugern und am Menschen gemacht habe, eng anschliessen.

Die Frage der ersten Anlage des Ductus endolymphaticus bei *Echidna* (ob dieser Kanal aus dem ursprünglichen Verbindungsrohr zwischen Labyrinthgrübchen und Ektoderm hervorgeht oder als selbständige Ausstülpung der bereits geschlossenen Labyrinthblase entsteht) konnte an dem mir zugänglichen Embryonenmaterial keine eingehende Erörterung erfahren, da an dem jüngsten vorgelegenen Embryo (Stadium 40) der Ductus endolymphaticus bereits vorhanden und die Labyrinthblase geschlossen erscheint.

Material und Untersuchungsmethode.

Ein Theil des Materiales lag mir bereits in fertigen Schnittserien vor, es sind dies zunächst die Embryonalstadien:

No. 40—47 (Schnittdicke 10 μ, nur in Stadium 47: 15 μ, Färbung mit Cochenille-Alaun, Schnittrichtung senkrecht zur sagittalen Medianebene des Kopfes, parallel dem Rautenhirndach; Paraffin).

Sodann erhielt ich Serien der Beuteljungenstadien No. 48—51 (Färbung mit Boraxkarmin, Schnittebene frontal, senkrecht auf die lange Schädelaxe). Die Schnittdicke variirt leider in diesen Serien, infolgedessen sich dieselben zur plastischen Reconstruction nicht eigneten. Uebrigens erwiesen sich diese Schnitte auch für die histologische Untersuchung des Labyrinthes grösstentheils zu dick.

Herr Professor SEMON hatte sodann die Freundlichkeit, mir ungeschnittenes Material zur Verarbeitung zu überlassen, es bestand dieses aus den Köpfen der Beuteljungen der Stadien 48, 49 und 51, der Schädelbasis einer jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge und 2 erwachsenen *Echidna*-Köpfen. Von diesen letzteren eignete sich ein Kopf überhaupt nicht zur mikroskopischen Untersuchung und diente nur zur makroskopischen Zergliederung.

Die Köpfe der erwachsenen *Echidna* waren in Alkohol conservirt, die übrigen Objecte in Sublimat fixirt und in Alkohol nachgehärtet.

Die Präparate wurden nach kurzer Behandlung mit Jodalkohol entkalkt (Salpetersäure 5,0 g, 95-proc. Alkohol 70,0 g, destill. Wasser 30,0 g, Kochsalz 0,6 g), und zwar beliess ich

den Kopf des *Echidna*-Stadium 48	24 Stunden
„ „ „ „ „ 49	48 „
„ „ „ „ „ 51	48 „
die Schädelbasis der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge	4 Tage
die Gehörorgane der erwachsenen *Echidna* im Zusammenhang mit der entsprechenden Kleinhirnhälfte	3 Wochen

in der Entkalkungsflüssigkeit, die zuerst täglich, dann nach je 3—5 Tagen erneuert wurde.

Das gesammte Material wurde in Celloidin eingebettet und in Serien geschnitten (Schnittdicke der Stad. 48 und 49: 20 μ; der übrigen Objecte 25 μ). Behufs plastischer Reconstruction wurden die Frontalserien mit Definirebene (s. u.) geschnitten.

Danach resultirt folgendes

Serienmaterial.

	Anzahl der untersuchten Gehörorgane in Schnittserien
1) Embryo von *Echidna aculeata*, Stadium 40	2
2) „ „ „ „ „ 41	2
3) „ „ „ „ „ 42	2
4) „ „ „ „ „ 43	2
5) „ „ „ „ etwas älter als Stad. 43	2
6) „ „ „ „ Stadium 44	2
7) „ „ „ „ „ 45	2
8) „ „ „ „ etwa wie Stadium 45	2
9) *Echidna*-Beuteljunges, Stadium 46	2
10) „ „ „ 47	2
11) „ „ „ 48	4
12) „ „ „ 49	4
13) „ „ „ 50	2
14) „ „ „ 51	2
15) „ „ „ 51a	2
16) Junge *Echidna aculeata* von 42 mm Kopflänge	2
17) Erwachsene *Echidna aculeata*	1
Summa	37

Hierzu kommen 3 makroskopisch bezw. unter der Lupe zerlegte Gehörorgane der erwachsenen *Echidna*.

Das übrige Material der erwachsenen *Echidna* diente, wie erwähnt, zur Herstellung makroskopischer Präparate und der Lupenuntersuchung des Labyrinthes und des Hörnerven des erwachsenen Thieres.

Das der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegende Material umfasst danach 36 Schnittserien durch Labyrinthe von 16 verschiedenen Embryonalstadien und Beuteljungen und eine Serie des Gehörorganes der erwachsenen *Echidna*.

Der gewebliche Erhaltungszustand war an dem letztgenannten Object mangelhaft und ein gut fixirtes Object leider nicht zu erhalten.

Die Köpfe der Stadien 48, 49 und 51 der Beuteljungen wurden parallel der sagittalen Medianebene des Kopfes zunächst bis zur Medianebene geschnitten, an dieser Ebene sodann Definirlinien angebracht und nun von der zweiten Kopfhälfte in frontaler Richtung, senkrecht zur Längsaxe des Schädels, eine Definirlinien tragende Frontalserie gewonnen (s. Lit. 1 u. 2).

Vom Stadium von 42 mm Kopflänge (junge *Echidna*) wurde die rechte Kopfhälfte in eine Frontalserie (mit Definirlinie), die linke in eine Sagittalserie zerlegt. An der erwachsenen *Echidna* habe ich das ganze linksseitige Gehörorgan im Zusammenhang mit dem Nervus acusticus und dem Hirnstamm in Serie geschnitten.

Bezüglich technischer Einzelheiten in der Herstellung der Definirlinien und der Plattenmodelle kann ich auf frühere Mittheilungen (1, 2) verweisen.

Reconstructionsmaterial (Wachsplattenmodelle).

Behufs genauen Studiums der Formentwickelung des häutigen *Echidna*-Labyrinthes habe ich eine Modellreihe von dem jüngsten mir vorgelegenen Stadium 40 bis Stadium 51 angefertigt (Taf. I—IV):

1) Labyrinthblase, *Echidna*-Embryo des Stadium 40. Vergr. 100 : 1.
2) „ „ „ „ „ 41. Vergr. 100 : 1.
3) „ „ „ „ „ 42. Vergr. 100 : 1.
4) „ „ „ „ „ 43. Vergr. 100 : 1.
5) Häutiges Labyrinth, *Echidna*-Embryo, etwas älter als Stadium 43. Vergr. 100 : 1.
6) „ „ „ „ des Stadium 44. Vergr. 100 : 1.
7) „ „ „ „ „ „ 45. Vergr. 100 : 1.
8) „ „ Beuteljunges des Stadium 46. Vergr. 100 : 1.
9) „ „ „ „ „ 47. Vergr. 100 : 1.
10) „ „ „ „ „ 48. Vergr. 50 : 1.
11) „ „ sammt den Nervenästen, Beuteljunges des Stadium 51. Vergr. 25 : 1.
12) Rechte Hälfte des Hirnstammes mit den eintretenden Wurzeln des Trigeminus und Acustico-facialis, Stadium 51. Vergr. 25 : 1.

Die Modelle sind nach dem äusseren Umfang der epithelialen Wände hergestellt, die Lumenränder an jeder einzelnen Platte eingezeichnet.

Die Nomenclatur anlangend, war ich bestrebt, in Uebereinstimmung mit den seiner Zeit von Retzius aufgestellten, vorzüglichen Benennungen zu bleiben.

Für die im Sinus utricularis inferior befindliche Nervenendstelle, die im Folgenden für die *Echidna* und damit für einen niederen Säuger zum ersten Mal beschrieben wird, musste ein mehr charakterisirender Ausdruck gefunden werden, als ihn der von Retzius seiner Zeit vorgeschlagene Name Macula neglecta darstellt. Da aus Befunden an Amphibien und Reptilien und auch aus der Beschreibung der Brüder Sarasin (32) hervorgeht, dass diese kleine Nervenendstelle an verschiedenen Theilen, in der Umgebung der beiden Vorhofssäcke oder an diesen selbst auftreten kann, so meinte ich, wenn schon der Gewohnheit halber der Ausdruck Macula neglecta beibehalten werden soll, denselben mit einem weiteren Attribute versehen zu müssen, und schlage demnach für meine Befunde an der *Echidna* und für alle homologen, d. h. zwischen Utriculus und hinterer Ampulle gelegenen Maculae neglectae den Ausdruck Macula neglecta ampullaris vor.

Da fernerhin an der *Echidna* von einer Cochlea nach der Form des knöchernen und häutigen Apparates nicht gesprochen werden kann, so habe ich den Ausdruck „cochlearis" durch die nichts präjudicirende Benennung „basilaris" ersetzt. Demnach wird im Texte von: Pars basilaris, Nervus basilaris, Lagena basilaris (zum Unterschied von der Lagena sacculi) und Fenestra basilaris gesprochen.

Allgemeine Literatur.

Das membranöse Gehörorgan von *Echidna* ist bisher noch nicht zum Gegenstand anatomischer oder entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen gemacht worden.

Denjenigen Autoren, welche durch umfassende Bearbeitung des membranösen Gehörorgans der Wirbelthiere zur Klärung der vergleichenden Anatomie des Ohrlabyrinthes am meisten beigetragen haben, Hasse (17) und Retzius (28, 29), standen niedere Säuger nicht zur Verfügung.

Hasse, dem das Verdienst gebührt, als erster das innere Gehörorgan der Amphibien und Reptilien in vergleichender Beziehung unserem Verständniss nahe gebracht zu haben, hat auf niedere Säuger über-

haupt nicht recurrirt. Er leitet das Säugerlabyrinth, das er als morphologische Einheit darstellt, aus dem Vogellabyrinth ab, und es mag in der grosszügigen Durchführung seiner Arbeit gelegen sein, dass sich ihm die Fragen, bei deren Beantwortung schon damals an das Monotremenlabyrinth hätte gedacht werden müssen, überhaupt nicht boten.

In dem RETZIUS'schen, auf der Grundlage moderner histologischer Technik aufgebauten Werke sind mit der Absicht des Verfassers die aus den uns nicht bekannten anatomischen Verhältnissen des häutigen Labyrinthes niederer Säuger sich ergebenden Lücken in unseren Kenntnissen der Labyrinthphylogenese deutlich zu erkennen. So weist RETZIUS ausdrücklich darauf hin, dass erst von der Untersuchung niederer Säuger für die Phylogenese des höheren Säugerlabyrinthes Klarheit zu erwarten sei, und hat in einer Frage, in welcher er selbst grundlegende Arbeit geleistet hat, in der Frage der Verzweigungsweise des Nervus acusticus, auf die besondere phylogenetische Bedeutung des *Echidna*-Labyrinthes hingewiesen.

Von Einzeldarstellungen ist der Aufsatz PRITCHARD's (26) zu nennen, der die Cochlea von *Ornithorhynchus platypus* untersucht und sie in morphologischen Vergleich mit der Schnecke höherer Säuger (Meerschweinchen, Katze) und der Vögel (Elster und Ente) gebracht hat. Mit Rücksicht auf die nahe Verwandtschaft des *Ornithorhynchus* und der *Echidna* sei aus dieser Arbeit Folgendes hervorgehoben: Die Schnecke von *Ornithorhynchus* stellt einen schwach nach aufwärts gebogenen Fortsatz dar, der nur an seinem freien Ende stärker gekrümmt erscheint. In der makroskopischen Gestalt besteht somit eine Aehnlichkeit der Cochlea von *Ornithorhynchus* mit derjenigen der Vögel, im feineren Bau finden sich dagegen am Schneckenendorgan des *Ornithorhynchus* auffallende Aehnlichkeiten mit dem der Säuger. Eine Lamina spiralis, die nur in ihrem axialen Bezirk knöchern, sonst häutig ist, theilt den Kanal in eine grössere obere (Scala vestibuli) und kleinere untere (Scala tympani) Hälfte. Ueber das Vorhofende des häutigen Kanals, das offenbar an dem PRITCHARD vorgelegenen Präparat nicht mehr erhalten war, kann PRITCHARD nichts berichten. An das distale Ende des häutigen Kanals ist ein Blindsack angeschlossen, die Lagena, die eine im Bau mit der Macula acustica des Utriculus oder Sacculus übereinstimmende Nervenendstelle aufweist. Ueber den Verlauf und den Ursprung des Nervus lagenae finden sich in der Arbeit PRITCHARD's keine näheren Angaben.

Als auffallenden Unterschied der Schnecke von *Ornithorhynchus* gegenüber der Schnecke der höheren Säuger findet PRITCHARD die grossen Differenzen der Querschnittgrössen der Scala vestibuli und Scala tympani gegenüber den, wie erwähnt, fast gleich grossen Scalen der Schnecke der höheren Säuger. Geringere Unterschiede ergeben sich für die Querschnittsform des häutigen Kanals: die der höheren Säuger sei im Beginn des Kanals in der Nähe des Vorhofes ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Basis in der Richtung gegen die Schneckenspitze breiter wird, ein Verhalten, aus welchem ein allmähliches Niedrigerwerden des häutigen Schneckenkanals von der Basis zur Schneckenspitze folgt. Dieses Verhalten ist nach PRITCHARD bei *Ornithorhynchus* nur gerade angedeutet zu erkennen.

An der REISSNER'schen Membran ist das Epithel dicker (höher) als an den typischen Säugern, und die gefässführenden Zotten, die P. an der REISSNER'schen Membran gefunden hat, bedeuten einen fundamentalen Unterschied im Bau des Ductus cochlearis des *Ornithorhynchus* und der höheren Säugethiere. Die Membrana basilaris und die Lamina spiralis ossea von *Ornithorhynchus* bieten keine auffallenden Unterschiede gegen das Labyrinth höherer Säuger, im CORTI'schen Organ selbst findet er Steilstellung der beiden Pfeiler, wodurch der Tunnelraum verkleinert erscheint. Den Verlauf des Nervus cochleae anlangend, ergiebt sich nur der Unterschied, dass beim höheren Säuger nach Bau und Form des inneren Gehörganges die Fasern in diesem senkrecht zur Lamina spiralis ossea verlaufen, bei *Ornithorhynchus* dagegen derselben parallel, und dass der Nervus cochlearis beim *Ornithorhynchus* nicht bloss das CORTI'sche Organ, sondern auch die Macula lagenae mit Nervenfasern zu versorgen hat.

Im Vergleich mit der Cochlea der Vögel findet er für *Ornithorhynchus* und Vögel eine charakteristische Uebereinstimmung beider nur in dem Bestand der Lagena und der Macula lagenae.

PRITCHARD resumirt folgendermaassen: 1) Trotz der Uebereinstimmung der äusseren Form des Schneckenrohres von *Ornithorhynchus* mit dem der Vögel (bei beiden ist das Rohr fast gerade gestreckt oder nur wenig gebogen und zeigt sich überall gleich weit gegenüber der allmählichen Verengerung des Schneckenrohres der höheren Säuger von der Basis gegen die Spitze) zeigt die innere Anordnung und der mikroskopische Bau der Cochlea des *Ornithorhynchus* den höheren Säugertypus. 2) Der akustische Apparat ist beim *Ornithorhynchus* auch nicht annähernd so ausgedehnt wie bei den typischen Säugern, ebenso zeigen seine Elemente keine so hohe Entwickelung. 3) Im Befund der Lagena stimmt die Cochlea des *Ornithorhynchus* in grundsätzlichem Gegensatz zu den typischen Säugern mit der Cochlea der Vögel überein. Von dem Bestand der Lagena erhält die Cochlea des *Ornithorhynchus* den Stempel einer Uebergangsform vom Vogel bezw. vom Reptilien- und Amphibienlabyrinth zu dem der Säuger. Sie stellt in weiterem Sinne eine Uebergangsform von dem niederen zum höheren Wirbelthiertypus dar.

In jüngster Zeit hat endlich DENKER (13) an dem SEMON'schen Thiermaterial den knöchernen Apparat von *Ornithorhynchus* und *Echidna* an Knochenobjecten und Corrosionspräparaten der Labyrinthkapsel studirt. Er gelangt zur Ansicht, dass das Gehörorgan der Monotremen bei makroskopischer Betrachtung mancherlei Anklang an den Bau des Saurierohres aufweist, dass dasselbe aber noch mehr übereinstimmende Merkmale mit dem Säugethierohr und ganz besonders mit dem Gehörorgan der Chiroptera und Insectivora gemeinsam hat. Das Monotremenohr stellt nach seiner Ansicht eine Uebergangsform zwischen dem Gehörorgan der Mammalia und Saurier dar, steht jedoch, soweit es sich durch makroskopische Untersuchung feststellen lässt, dem Säugethierohr näher als dem Reptilienohr.

Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen liegen für das Monotremenlabyrinth bisher nicht vor.

Beschreibender Theil.

Embryo von Echidna ac., Stadium 40[1]).

Die Labyrinthblase ist in der Ansicht von aussen (Taf. I, Fig. 1) stumpf-dreieckig mit nach hinten und oben gerichteter Spitze. Ein unterer Pol ist nicht vorhanden, man kann vielmehr je einen stumpfen vorderen und hinteren Pol unterscheiden; im oberen Theil (Taf. V, Fig. 28, *Lr*) im Querschnitt rundlich, erscheint sie im unteren von innen nach aussen abgeflacht (Taf. V, Fig. 28, *Ll*) und ergiebt daher in diesen Partien elliptischen Querschnitt. Die Labyrinthblase misst von hinten-oben nach vorn-unten 0,37 mm, im Umfange des unteren Theiles 0,09 mm.

Der Ductus endolymphaticus zeigt ungefähr Halbkugelform (Taf. I, Fig., 2 *De*) und ist hinten-innen an den oberen Theil des Hörbläschens angeschlossen (Taf. I, Fig. 2 *De*). Seine Insertionsfläche misst 0,055 mm im Umfange, sein oberes Ende wird vom oberen Hörblasenpol überragt (Taf. I, Fig. 1, 2, *De*).

Der Ductus endolymphaticus ist hinten und innen an das Bläschen angesetzt. — Die Labyrinth blase ist zu beiden Seiten des Medullarrohres gelegen und ihm eng angeschlossen (Taf. V, Fig. 28, 29, *M*, *L*, *L'*); lateralwärts reicht sie fast unmittelbar bis unter die Epidermis des Kopfes (Taf. V, Fig. 28, *L*).

1) In dieser Nummernbezeichnung folge ich der von SEMON selbst aufgestellten Stadieneintheilung seines Materiales und verweise auf die Publication SEMON's (35). Hier sei nur erwähnt, dass der jüngste Beutelembryo (Stadium 40) eine Länge von 5,5 mm, der älteste (Stadium 46) eine Länge von ungefähr 15 mm besitzt.

Die Epithelwand besteht in dem oberen, dem Ductus endolymphaticus entsprechenden Theil, sowie in einem umschriebenen Bezirk der Aussenwand aus 7 μ hohem Epithel, welches an einzelnen Stellen knospenartig gegen das Lumen vorgebuchtet ist. An der Innen-, Vorder- und Hinterwand steigt die Epithelhöhe an und erreicht in Form eines vielreihigen Cylinderepithels als Maximum 24 μ.

Nach dem Lumen hin findet sich ein scharfer, stark lichtbrechender Rand; in der Nähe des Randes, seltener in der Tiefe treten Kerntheilungsfiguren auf. Die Zellkerne stehen sehr dicht in vielen, zumeist unregelmässigen Etagen angeordnet, an manchen Stellen in nur 2—3-facher Schicht; sie sind bläschenförmig und hell tingirt. An manchen Regionen bemerkt man bereits eine protoplasmatische Lumenrandzone, Härchenanlagen sind noch nicht nachweisbar.

Rings um das Bläschen ist das perilymphatische Gewebe in circulär die Labyrinthblase umlaufenden Zügen angeordnet und bildet in der Region des hochcylindrischen Epithels eine 20—30 μ hohe, solide subepitheliale Gewebsschicht.

Am vorderen Contour des Bläschens findet sich in annähernder Kugelform die Anlage des Ganglion acustico-faciale (Taf. V, Fig. 28, *GVII/VIII*); sie misst im Querschnitt in mediolateraler Richtung 110 μ, in occipitofrontaler Richtung 68 μ, besteht aus spärlichen Fasern und zahlreichen kugeligen Zellen. Zarte Faserzüge lassen sich von der Ganglienanlage in die Wand des Medullarrohres verfolgen. Das Neuroepithel des Bläschens ist an der Stelle, an welcher sich das Ganglion ihm anlagert, in seiner Entwickelung am weitesten vorgeschritten (protoplasmatische Lumenrandzone, 2—3 geordnete Kernreihen und Protoplasmasaum). In unmittelbarer Nachbarschaft der Labyrinthblase verläuft die Vena capitis lateralis (Taf. V, Fig. 29, *Vcl*).

Auf die Organbeschreibung des Stadiums gehe ich nicht näher ein. Es sei nur erwähnt, dass das Linsengrübchen noch nicht zum Säckchen abgeschnürt und die Riechgrube als flache Furche sichtbar ist.

Der Entwickelungszustand des Gefässsystems (18) und der Innenorgane an den Embryonen dieses und der nächstfolgenden Stadien ist von anderen Mitarbeitern des SEMON'schen Werkes zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden.

Embryo von Echidna ac., Stadium 41.

Die Labyrinthblase hat sich im oberen Abschnitt in dorsoventraler Richtung vergrössert (Taf. I, Fig. 3, *a*, *b*). Der untere Theil hat sich nur wenig nach abwärts fortgesetzt, und es kann nur andeutungsweise ein stumpfer unterer Hörblasenpol (Taf. I, Fig. 4, *c*) unterschieden werden. Der Ductus endolymphaticus ist nur um Weniges länger geworden (Taf. I, Fig. 3, 4, *De*). Das Rohr ist ganz gering von innen nach aussen abgeflacht und inserirt mit breiter Basis an der Medialfläche der Labyrinthblase in mittlerer Höhe derselben (Taf. I, Fig. 4, *De*). Der obere Hörbläschenabschnitt reicht wesentlich weiter nach rückwärts als das obere Ductusende (Taf. I, Fig. 4, *b*).

Zwischen Labyrinthblase, Neuralrohr und Epidermis hat sich im oberen Abschnitte der Blase die Zone des mesodermalen Gewebes etwas verbreitert, so dass jetzt die Labyrinthblase medial- und lateralwärts von einer breiteren Zone perilymphatischen Gewebes umgeben ist als früher (Taf. V, Fig. 30). Die Epithelwand zeigt 27 μ Dicke, entsprechend der medialen, der Vorder- und Hinterwand der Blase; das Epithel fällt in der Umgebung ziemlich steil zu einer einfachen, cubischen bis cylindrischen Zellenreihe von 7—11 μ Dicke ab. Ueberall ist ein scharfer Lumenrand vorhanden, desgleichen findet sich an der ganzen Innenfläche mit Ausnahme der cubischen Epithelstellen ein protoplasmatischer, flimmerhaarartiger Belag in Form von dicht neben einander stehenden, 2—4 μ langen und fast ebenso dicken, mit Cochenille-

alaun roth gefärbten Fortsätzen, deren freie Enden nicht selten kolbig verdickt sind. Auch in der dem Ductus endolymphaticus entsprechenden Ausstülpung werden solche Fortsätze getroffen, die wie die übrigen mit den Flimmeranlagen des Neuralrohres übereinstimmen. (In der Fig. 30, Taf. V, wurden die Fortsätze, an welchen postmortale Veränderungen nicht auszuschliessen sind, weggelassen.)

Der Ductus endolymphaticus ist ziemlich scharf gegen den Saccus communis begrenzt (Taf. V, Fig. 30, *De*). Im Bereich des hohen Epithels, das die Neuroepithelanlage repräsentirt, stehen die Zellen und die sehr reichlich vorhandenen Kerne in 2—6-facher unregelmässiger Schicht über einander. Der distale, nach vorn-unten-einwärts gerichtete Theil liegt dem Neuralrohre noch dicht an. Im oberen Abschnitte erscheint zwischen dem Querschnitte des Neuralrohres und des Hörbläschens der Ductus endolymphaticus quer getroffen, der somit schon in diesem Stadium gänzlich an die mediale Seite des Bläschens verlegt ist (Taf. V, Fig. 30, *De*). Der distale Theil der Hörblase besteht durchaus aus vielreihigem Cylinderepithel von 20—24 μ Höhe, er trägt deutlichen Haarbesatz am Lumenrand. Der seitliche Abschnitt der ersten Schlundspalte reicht nahe an das Bläschen heran.

Die Ganglienanlage hat sich vergrössert, ist bis an den unteren Theil des Bläschens gerückt, dessen medialer und vorderer Wand sie angelagert erscheint, und zeigt rundlichen Querschnitt von 130 μ Durchmesser. Es lassen sich nun schon deutlich Fasern nachweisen, die sich vom Neuroepithel des Bläschens in das Ganglion erstrecken, desgleichen Facialisfasern, die in den oberen Theil des Ganglion einstrahlen, in welchem die Nervenzellen grösser und heller gefärbt erscheinen als im übrigen Abschnitte. Ein Theil der Facialisfasern zieht über das Ganglion hinweg, ohne mit ihm in gewebliche Verbindung zu treten.

Die Zellen der Ganglienanlagen erweisen sich — von den oben erwähnten grösseren Nervenzellen im oberen Pol des Ganglion abgesehen — durchaus gleichartig und stark tingirt und (wie im Stadium 40) von einer Mesodermhülle umschlossen. Kurze Faserzüge verbinden die Ganglionanlage mit dem Neuralrohr.

Die Labyrinthkapsel ist noch nicht angelegt.

Embryo von Echidna ac., Stadium 42.

Die Labyrinthblase ist 0,53 mm lang, der mediolaterale Durchmesser in der Höhe der lateralen Bogengangsfalte beträgt 0,22 mm (Taf. I, Fig. 5, 6); man kann an ihr einen oberen Abschnitt und einen nach abwärts, vorn und innen gerichteten unteren Fortsatz unterscheiden.

Am oberen Theil ist die für den oberen und hinteren Bogengang gemeinsame Falte bereits deutlich sichtbar (Taf. I, Fig. 5, 6, *Psc*). Sie ist 0,65 mm lang, ihre Enden sind entsprechend der Anlage der vorderen und hinteren Ampulle verbreitert; eine flache, 0,2 mm lange Vorwölbung deutet die Tasche des lateralen Bogenganges an (Taf. I, Fig. 5, *Psl*). Der Ductus endolymphaticus mündet an der medialen Fläche der Labyrinthblase, ist 0,03 mm lang und stellt bereits einen schlanken, im Querschnitt elliptischen Fortsatz dar (Taf. I, Fig. 6, *De*), der den oberen Contour der Labyrinthblase bedeutend überragt. Das vordere Ende der gemeinsamen Bogengangsfalte ist gegen den unteren Fortsatz durch einen einspringenden Winkel scharf abgesetzt (Taf. I, Fig. 5, α).

Das mesodermale Gewebe in der Umgebung der Labyrinthanlage ist an der medialen Seite der Anlage grobmaschig, an der lateralen dicht gefügt, zell- und kernreich (Taf. V, Fig. 31—34, *p*, p_1).

Der Ductus endolymphaticus besteht in seinem oberen Theil aus cubischem Epithel von 8 μ Höhe (Taf. V, Fig. 31, *De*); in diesem sind die Kerne basal gelagert. Am Lumenrand finden sich kurze, in das Lumen vorragende, haar- oder kolbenförmige Fortsätze. Gegen den Saccus communis hin wird das Ductus-

epithel cylindrisch, und finden sich am Lumenrand vereinzelte kleine, halbkugelige Vorbuchtungen des Epithels (Epithelknospen). Ein ziemliches Stück über der Mündungsregion zeigt sich endlich die Wand aus typischem Neuroepithel (vielreihiges Epithel von 21 μ Höhe) zusammengesetzt (Taf. V, Fig. 32, *De*).

Im oberen Theil der Hörblase trifft man einreihiges Cylinderepithel mit basal gelagerten Kernen von 13 μ Höhe. Weiter nach abwärts wird die Innen- und Vorderwand des Bläschens von mehrreihigem Cylinderepithel eingenommen (Taf. V, Fig. 33, *Sc*), während sich an der lateralen Wand einfaches cubisches bis cylindrisches Epithel trifft (Taf. V, Fig. 32, *Sc*). Im Bereich des geschichteten Epithels lässt sich ein mit Cochenillealaun tingirter, stark lichtbrechender Cuticularsaum nachweisen. Haarfortsätze fehlen.

Die Wand der Pars inferior besteht durchaus aus hochcylindrischem, vielreihigem Epithel (Taf. V, Fig. 34, *Pil*).

Das Ganglion acustico-faciale misst im grössten Durchmesser 130 μ (Taf. V, Fig. 33, *GVIII*) und ist 220 μ lang. Es reicht ungefähr bis in die Höhe der Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus nach oben und erstreckt sich dem die Pars inferior darstellenden Fortsatz entlang nach abwärts (Taf. V, Fig. 34, *GVII, GVIII*). Centralwärts hängt es durch kurze Fasern mit dem Medullarrohr zusammen. Peripherwärts können zwei Fasergruppen unterschieden werden. Die der ersten Gruppe angehörenden Fasern begeben sich an den vorderen Contour des Hörbläschens und sind entsprechend der zurückgelegten Wegstrecke ziemlich lang. Die Fasern der zweiten Gruppe treten an das Neuroepithel an der medialen Bläschenwand und der medialen Seite des unteren Labyrinthabschnittes heran und sind, da das Ganglion unmittelbar bis an diese Theile reicht, ausserordentlich kurz.

Der Nervus facialis liegt dem Ganglion von oben her an und steht mit ihm nur mit einem Theil seiner Fasern in nachweisbarer geweblicher Verbindung (Taf. V, Fig. 34, *NVII, GVII*).

Embryo von Echidna ac., Stadium 43.

Die Labyrinthanlage hat sich, von dem mediolateralen Durchmesser, der ungeändert geblieben ist, abgesehen, in allen Theilen gegenüber Stadium 42 gleichmässig vergrössert (Taf. I, Figg. 7, 8). Die Labyrinthblase ist 0,67 mm lang (die Länge gemessen nach der grössten Distanz der gemeinsamen Bogengangsfalte vom vorderen Hörblasenpol). Die gemeinsame Falte (Taf. I, Fig. 7, 8, *Psc*) ist 0,97 mm lang und zeigt deutlich die ampullaren Verbreiterungen am Vorder- und Hinterende, die laterale Bogengangfalte (Taf. I, Fig. 7, *Psl*) ist wie in Stadium 42 beschaffen, der Ductus endolymphaticus (Taf. I, Fig. 8, *De*) ist 0,35 mm lang, im Mündungsgebiet im Querschnitt rund und ziemlich schlank, verbreitert er sich etwas gegen sein abgeplattetes oberes Ende hin (Taf. I, Fig. 7, *De*). Er mündet in mittlerer Höhe in die mediale Seite der Pars superior. Der untere, vordere Fortsatz (Taf. I, Fig. 7, 8 *Pil*), der circulär undeutlich, an dem vorderen und hinteren Ende der gemeinsamen Bogengangsfalte dagegen scharf nach aufwärts begrenzt erscheint, ist 0,35 mm lang, von innen nach aussen abgeflacht, wobei seine mediale Wand (Taf. I, Fig 8, *Pil*) mässig gewölbt, die laterale Wand (Taf. I, Fig. 7, *Pil*) fast plan erscheint.

Das perilymphatische Gewebe ist an der lateralen Seite des Bläschens verdichtet, an der medialen locker angeordnet (Taf. VI, Fig. 35, 36, p, p_1).

Die Wand des Ductus endolymphaticus besteht aus einfachem, cubischem bis cylindrischem Epithel von 8 μ durchschnittlicher Höhe mit kugeligen, in der Mitte der Zellen oder basal gelagerten Kernen. Das Epithel in der Mündungsregion verhält sich wie in Stadium 42 (Taf. VI, Fig. 35, *De*).

Die Neuroepithelanlage erstreckt sich über die ganze mediale und Vorderwand der Labyrinthblase; Haarfortsätze sind noch nicht nachweisbar.

Das Ganglion acustico-faciale stellt noch eine einheitliche Anlage dar. Doch zeigen sich bereits gewebliche Unterschiede zwischen dem akustischen und nicht akustischen Theil des Ganglion, indem die Nervenzellen des ersteren kleiner (5 μ : 4 μ) und dichter gelagert sind als die des oberen, dem Knieganglion entsprechenden Abschnittes (7 μ : 5 μ). Das Facialisganglion wird auch vom akustischen Ganglion an Grösse bei weitem übertroffen, welches letztere ungefähr 250 μ Durchmesser misst und in dorsoventraler Richtung 320 μ Länge zeigt (Taf. VI, Fig. 36, *GVII*, *GVIII*, *NVII*).

Embryo von Echidna ac., Stadium etwas älter als 43.

Dieses Stadium (Taf. I, Fig. 9, 10) bietet ungefähr die Länge des vorhergehenden, jedoch wesentlich veränderte Gestalt. Der obere Theil der Labyrinthblase zeigt deutlich den fast $^3/_4$ eines Kreisumfanges langen Contour der gemeinsamen Bogengangfalte (Taf. I, Fig. 9, 10, *Psc*), die 0,9 mm lang ist, an ihren beiden Enden deutliche Anlagen der Ampullen und etwas hinter der Mitte eine der Theilung in vordere und hintere Bogengangfalte entsprechende Furche zeigt (Taf. I, Fig. 9, *a*, *Pss*, *Psi*). Der hintere Theil der Tasche biegt entsprechend der Lage des späteren hinteren Bogenganges deutlich nach aussen ab (Taf. I, Fig. 10, *Psi*). Die laterale Bogengangfalte springt scharf contourirt vor (Taf. I, Fig. 9, *Psl*), sie ist fast ebenso hoch wie die gemeinsame Falte, 0,5 mm lang, und zeigt der Anlage der lateralen Ampulle entsprechend eine Verbreiterung ihres Vorderendes. Der nach vor- und abwärts gerichtete Fortsatz der Pars inferior (Taf. I, Fig. 9, 10, *Pil*) nimmt $^2/_3$ der Länge der Labyrinthblase (0,68 mm) ein. Er ist circulär deutlich gegen die Pars superior begrenzt (Taf. I, Fig. 10) und von innen nach aussen derart abgeflacht, dass im oberen Theil die mediale Wand (Taf. I, Fig. 10, *a*) halbkugelig convex, die laterale (Taf. I, Fig. 9, *b*) concav erscheint und im unteren Theil beide wenig gewölbt sind (Taf. I, Fig. 9, 10, *c*). Im Kreis erstreckt sich die Pars inferior nach vorn ein- und abwärts. Der Ductus endolymphaticus (Taf. I, Fig. 9, 10, *De*) ist 0,35 mm lang, mit seiner Längsaxe etwas nach hinten und abwärts gerückt und mündet am Uebergang der medialen Wand des oberen Abschnittes (Taf. I, Fig. 10, *De*) in die Pars inferior. Der Ductus endolymphaticus besteht aus cubischem bis cylindrischem Wandepithel, mit stark tingirten, zumeist basal gelagerten Kernen. Die Bogengangtaschen zeigen sich aus einschichtigem, durchschnittlich 11 μ hohem Cylinderepithel zusammengesetzt.

Man kann nun schon deutlich die Neuroepithelanlage der Labyrinthblase in zwei Abschnitte sondern die allerdings noch in breitem Zusammenhang mit einander stehen. Der obere Theil, im Bereich der später auftretenden vorderen und äusseren Ampulle und des Utriculus gelegen, stellt ein annähernd kreisrundes, ungegliedertes Feld dar, in welchem das Neuroepithel 27 μ hoch ist, einen stark tingirten, glänzenden Lumenrand besitzt und deutlichen Haarbesatz erkennen lässt. — Das Epithel weist eine protoplasmatische Lumenrandzone und eine 3—4-fache, unregelmässige, basale Kernreihe auf. Es begrenzt sich scharf gegen das Cylinderepithel der Umgebung. Eine gleiche Neuroepithelanlage mit Haarbesatz lässt sich im Ductus endolymphaticus an dessen Mündungsstelle an der medialen Ductuswand nachweisen, die sodann continuirlich in die Neuroepithelanlage der Pars superior übergeht.

Die Neuroepithelanlage der Pars inferior hängt mit derjenigen der Pars superior breit zusammen und erstreckt sich über die ganze mediale Wandfläche der Pars inferior nach abwärts. Sie entsendet einen Fortsatz nach hinten und unten an das untere Ende der gemeinsamen Bogengangtasche, entsprechend der Neuroepithelstelle der aus dieser Region hervorgehenden hinteren Ampulle.

Die Crista ampullaris inferior ist somit als Abkömmling des Neuroepithels der Pars inferior anzusehen. Auch hier sind überall kurze, in das Lumen vorragende Protoplasmafortsätze nachzuweisen.

Die distalen Enden der Labyrinthblase beider Seiten convergiren gegen einander und sind dem Hirnstamm unmittelbar genähert.

Das Neuroepithel der Pars inferior ist 27 μ hoch, das Cylinderepithel ihrer lateralen Wand misst 13 μ Höhe.

Sowohl an der lateralen als an der gemeinsamen Bogengangtasche sind die beiden Wände an der Basis der Tasche auf eine ziemliche Strecke einander fast bis zur Berührung genähert.

Das perilymphatische Gewebe in der Umgebung der Pars inferior ist durchaus dicht gefügt desgleichen das an der lateralen Wand der Pars superior. Das perilymphatische Gewebe an der medialen Wand der Pars superior ist weitmaschig.

Das Ganglion acustico-faciale zeigt 180 μ Durchmesser, 200 μ Länge, ist zwischen Hirnstamm und Labyrinthanlage gelegen und reicht mit seinem unteren Theil bis unmittelbar an die Hirnoberfläche, mit welcher es durch kurze Fasern verbunden ist. Wie in Stadium 43 lassen sich peripheriewärts 2 Faserbündel erkennen, von denen das obere nach vorn und aussen zieht und für den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen bestimmt ist, während das untere das übrige Neuroepithel und, wie es scheint auch die im Ductus endolymphaticus nachweisbare Neuroepithelanlage versorgt.

Der Facialis zieht über die Labyrinthblase nach vorn und aussen hinweg. Der dem späteren Ganglion geniculi entsprechende Theil der ganzen Ganglionanlage ist, wie in Stadium 43, durch besondere Zellgrösse und lockere Gruppirung seiner Nervenzellen charakterisirt, schliesst sich jedoch unmittelbar dem akustischen Theil an.

Embryo von Echidna ac., Stadium 44.

Die Labyrinthblase ist deutlich in Pars superior und inferior geschieden (Taf. I, Fig. 11, 12). Sie ist 0,92 mm lang. Die 3 Bogengänge sind bereits vorhanden. Nach den von denselben umschlossenen Lücken erscheinen der vordere und hintere fast in gleichem Grade (Taf. I, Fig. 11, 12 *Css, Csi*), der laterale jedoch weniger entwickelt, indem bei ihm die Bogengangsfalte nur in kleinem Umfange durchbrochen erscheint (Taf. I, Fig. 12, *Csl*). Die 3 Ampullen sind nach Lage und Form deutlich zu erkennen und zeigen ungefähr gleiche Grösse (Taf. I, Fig. 11, 12, *As, Ai, Al*). Der vordere und der hintere Bogengang sind fast gleich lang (0,35 mm, an der convexen Seite gemessen), der laterale etwas kürzer (0,27 mm). Die Ampullen zeigen 0,06—0,07 mm Durchmesser. Der Sinus utricularis superior (Taf. I, Fig. 11, *Sus*) ist elliptisch, 0,14 mm lang und misst im Querschnitt 0,15 : 0,05 mm, der Utriculus zeigt längsovale Form (Taf. I, Fig. 12, *U*), ist 0,35 mm lang, seine Längsaxe verläuft von vorn, oben, aussen nach hinten, unten, innen. Der Recessus utriculi (Taf. I, Fig. 11, 12, *Ru*) ist vorhanden.

Die Pars inferior (Taf. I, Fig. 11, 12, *Pil*) ist fast in ihrer ganzen Querschnittsbreite noch mit der Pars superior vereinigt, von der sie sich jedoch ziemlich gut abgrenzen lässt; sie ist 0,6 mm lang, verläuft in ihrem oberen Theil (Taf. I, Fig. 11, *S*) zunächst nach vorn und einwärts, daran schliesst sich ein schwach nach aufwärts concaves, fast rein medianwärts laufendes Mittelstück (Taf. I, Fig. 11, *Pbc*) und endlich entsprechend einer halben Windung von kleinerem Durchmesser ein nach oben und aussen gerichtetes blindes Ende (Taf. I, Fig. 11, 12, *L*; Taf. VI, Fig. 38, *L*). Der mittlere Theil zeigt elliptischen Querschnitt von 0,20 : 0,07 mm Axenlänge (Taf. VI, Fig. 36, *Pil*). Durch eine Einschnürung ist das blinde Ende, die Lagena, deutlich von der übrigen Pars inferior geschieden (Taf. I, Fig. 11, *L*). Ein am oberen Theil convex vor-

springender Fortsatz, der in das Mittelstück der Pars inferior verläuft, entspricht allerdings derzeit noch in unvollkommener Begrenzung der Anlage des Sacculus (Taf. I, Fig. 11, *S*).

Der Ductus endolymphaticus ist 0,47 mm lang, von innen nach aussen plattgedrückt (Taf. I, Fig. 11, 12, *De*), an seinem Mündungsgebiet verengt er sich und mündet am Uebergang der Pars superior in die Pars inferior. An den Bogengängen grenzt das hintere Ende des lateralen Bogenganges fast unmittelbar an die hintere Ampulle (Taf. I, Fig. 11, *Csl, Csi*). Lateraler und oberer Bogengang stehen zu einander in rechtem Winkel (Taf. I, Fig. 12, *Csl, Css*); der hintere Bogengang schliesst mit dem oberen Bogengang einen Winkel von ungefähr 100°, mit dem lateralen einen Winkel von 80° ein (Taf. I, Fig. 12, *Csi, Css, Csl*).

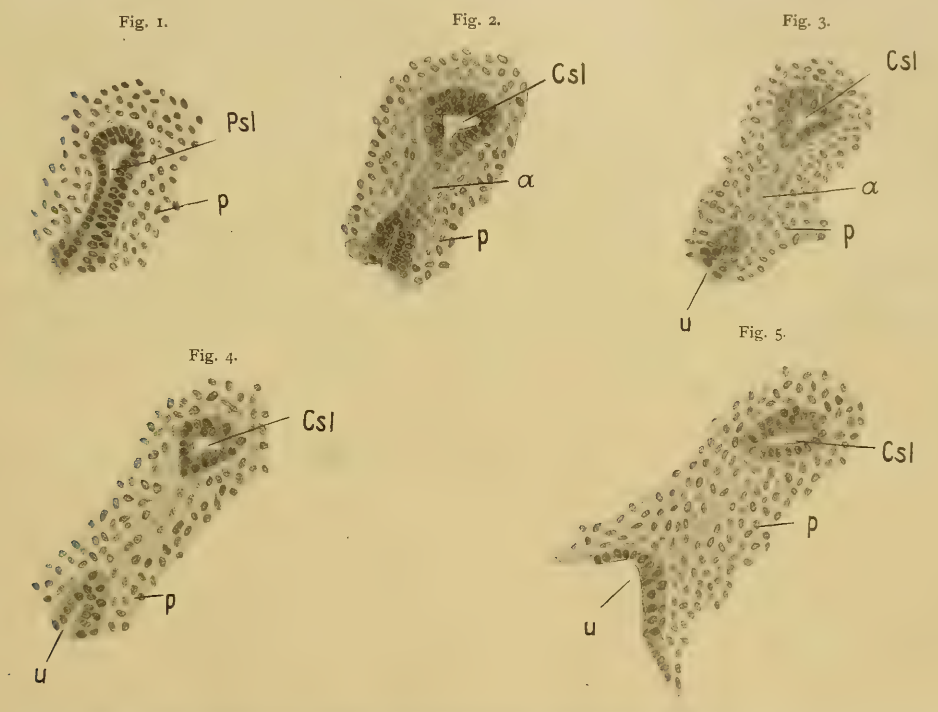


Fig. 1—5. Zur Entwickelung des lateralen Bogenganges aus der lateralen Bogengangstasche. *Echidna*-Embryo, Stadium 44, Cochenillealaun. Fig. 1: Vergr.: Z. Oc., Obj. 6, Tub.-L. 15 cm; Fig. 2—5: Vergr.: Z. Oc., Obj. 7a, Tub.-L. 15 cm. *Psl* Plica semicircularis lateralis, *Csl* Canalis semicircularis lateralis, *U* Utriculus, α Randpartie aus dem dehiscenten Theil der Bogengangtasche, *p* perilymphatisches Bindegewebe.

Theile des knorpeligen Cranium sind bereits entwickelt, sie reichen bis an die Labyrinthanlage heran, die selbst von mesodermalem Bindegewebe umhüllt ist, noch keine Knorpelkapsel aufweist und nur an einzelnen Stellen Vorknorpel erkennen lässt. Der Vorknorpel ist zunächst als fast isolirter Theil um den körperlichen Winkel der Bogengänge angelegt (Taf. VI, Fig. 37, *a*), wobei aber in der Ebene der Bogengänge selbst kein Vorknorpel, sondern zellreiches, in Faserlagen angeordnetes Bindegewebe zu erkennen ist (Taf. VI, Fig. 37, *Css, Csl*). Der concave Bogengangcontour ist an allen 3 Kanälen zum Theil noch zugeschärft (Textfig. 3, 4, *Csl*), entsprechend der noch nicht vollständig rückgebildeten Bogengangtasche (Taf. VI, Fig. 37 *Css, Csl*; Textfig. 1—5, *Csl*).

Von perilymphatischen Räumen ist noch nichts zu sehen. Das Bogengangepithel ist cubisch und 6—8 μ hoch. An der äusseren Circumferenz (Convexität der Bogengänge) erreicht es an manchen Stellen eine Höhe von 10—12 μ und ist sodann cylindrisch.

Am Rande der Durchbruchsöffnung der Bogengangtaschen sind die spindelförmigen Bindegewebszellen mit ihrer Längsaxe nach dem Längsverlauf des betreffenden Bogenganges orientirt, d. h. mit ihrer Längsaxe in die Verlaufsrichtung des Bogenganges gestellt (Textfig. 3, α). Endlich findet sich hier unter dem Bogengangepithel nicht selten eine zweite Epithelzone, die im Unterschiede zur intensiven Färbung des Bogengangepithels überaus hell gefärbt ist und nur die contourirten, blassen Kerne erkennen lässt. Diese Zellreihen scheinen dem im Zugrundegehen befindlichen oder im Schnitt tangential getroffenen Epithel der Bogengangtaschen anzugehören (Textfig. 2, α). Der zugeschärfte Rand an der Concavität der Bogengänge folgt aus der Aneinanderlegung der beiden Taschenwände und der Dehiscenz derselben bis an den concaven Bogengangrand (Textfig. 3, 4, *Csl*).

Die laterale und die obere Wand des Utriculus zeigt sich aus einer bindegewebigen Grundlage und einem 5 μ hohen Epithel zusammengesetzt, das ellipsoide, mit ihren Längsaxen unter einander parallel gestellte Kerne besitzt.

Der Ductus endolymphaticus ist an seinem oberen Ende erweitert, in lockeres Bindegewebe eingelagert und von reichlichen Venen umgeben. Sein Epithel ist daselbst cubisch, 5—8 μ hoch. Ein gut begrenzter Saccus endolymphaticus ist noch nicht vorhanden. Ein ziemliches Stück vor seiner Mündungsöffnung in den Sacculus erhebt sich das Epithel der medialen Wand des Ductus endolymphaticus auf ein 18—20 μ hohes, mehrreihiges Cylinderepithel, das nach seinem Bau als Neuroepithel betrachtet werden muss und auch weiter nach abwärts continuirlich in die Neuroepithelanlage der beiden Säckchen übergeht.

Der Sinus utricularis superior zeigt eine Epithelhöhe von 4—6 μ.

Die Ampullen sowie ihre Nervenendstellen sind bereits entwickelt. Die Neuroepithelanlage für den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen ist noch ungetheilt, so dass die beiden Cristae ampullarum anteriorum mit der Macula utriculi breit zusammenhängen. Das Neuroepithel ist 27 μ hoch und lässt im Bereich des centralen Theiles der späteren Macula utriculi deutliche Stütz- und Sinneszellen von einander unterscheiden. Es sind zwei Kernreihen entwickelt: die untere basale enthält sehr zahlreiche, spindelförmige Kerne, die obere, in welcher sich nur etwa der vierte bis fünfte Theil der Kernmenge der unteren findet, enthält grössere, helle, bläschenförmige Kerne. Die Zellleiber der Haarzellen sind nach ihrer helleren Tinction scharf von den Stützzellen zu sondern. Sie lassen sehr schön die Tonnen- oder Fassform erkennen. Im Uebrigen präsentirt sich das Neuroepithel als vielreihiges Epithel mit reichlichen, in 5—6-fachen, unregelmässigen Reihen über einander gelagerten, spindelförmigen, stark tingirten Zellkernen. Die Kernreihen reichen im peripheren Antheil der Neuroepithelanlage bis an den Lumenrand, sonst aber lässt sich bereits eine protoplasmatische Lumenrandzone im Neuroepithel erkennen.

Die gesammte Neuroepithelanlage zeigt eine stark lichtbrechende, dem Cuticularsaum vergleichbare Lumengrenzzone, sowie typische Haarfortsätze, welche in eine schmale eosinrothe Schicht übergehen, die unter starker Vergrösserung zarte Streifen erkennen lässt und der späteren Statolithenmembran entspricht. Statolithen sind noch nicht nachweisbar. Die Haarfortsätze sind senkrecht zum Wandverlaufe des Epithels gestellt.

Durch eine schmale Neuroepithelzone hängt die Nervenendstellen-Anlage der Pars superior mit derjenigen der Pars inferior zusammen. Diese letztere erstreckt sich continuirlich von der Höhe des runden Sackes bis in den unteren Abschnitt der Pars inferior (Taf. VI,

Fig. 38, *Pbc*). Die Crista ampullaris inferior stellt einen Fortsatz dieser Nervenendstellen-Anlage, mit welcher sie zusammenhängt, dar. Die Nervenendstellen-Anlage der Pars inferior zeigt in ihrem oberen (proximalen) Abschnitte schon eine der definitiven ähnliche Gestalt (deutlich contourirte Haarzellen, 2 distincte Kernreihen, typische Stützzellen), in ihrem unteren Theile wird das Neuroepithel durch ein vielreihiges Epithel mit mehreren unregelmässigen Kernreihen und schmaler protoplasmatischer Lumenrandzone dargestellt.

Die Labyrinthkapsel ist im Bereich der Pars inferior rein bindegewebig und besteht aus spindelförmigen und verästelten Bindegewebszellen. Diese letzteren sind parallel der Oberfläche der Pars inferior orientirt. Die intermediäre Zone des perilymphatischen Gewebes zeigt im Bereich der Pars inferior in der Gegend der späteren Scala vestibuli weitmaschigen Bau. Grössere, zusammenhängende Hohlräume sind noch nicht vorhanden.

Das Ganglion acustico-faciale ist im frontalen Durchschnitt rundlich und zeigt darin 340 μ Durchmesser, in fronto-occipitaler Richtung misst es 330 μ Länge. Centralwärts erstreckt es sich bis unmittelbar an das Medullarrohr, so dass die Fasern zwischen peripherem Ganglion und Centrum sehr kurz ausfallen. Peripherwärts können zwei vom Ganglion ausgehende Aeste unterschieden werden: der Nervus utriculo-ampullaris und ein gemeinsamer Ast für alle übrigen Nervenendstellen (Nervus saccularis, ampullaris inferior, basilaris und lagenae).

Der Nervus facialis vereinigt sich proximalwärts mit dem Nervus acusticus zu einem anatomisch einheitlichen Stamm. Ein Theil der Fasern des N. facialis trittt mit dem oberen Pol des Ganglion acustico-faciale, der sich durch grössere Ganglienzellen (Zellgrösse 9 : 7 μ) vom übrigen Ganglion (Zellgrösse 6 μ : 4 μ) unterscheidet, in Verbindung.

Embryo von Echidna ac., Stadium etwa wie 45.

Stimmt hinsichtlich des Gehörorganes mit Stadium 45 überein.

Embryo von Echidna ac., Stadium 45.

Länge der Labyrinthblase (oberer Bogengang — Spitze der Paris inferior) 0,83 mm. Pars superior und inferior sind deutlich von einander gesondert (Taf. II, Fig. 13); die drei Bogengänge sind entwickelt, jedoch zeigt sich der äussere Bogengang hierin weniger weit vorgeschritten als die beiden anderen Bogengänge (Taf. II, Fig. 14, *Csl*). Am convexen Contour gemessen, ist der obere Bogengang 0,35 mm, der hintere 0,35, der laterale 0,25 mm lang. Die Ampullen besitzen 0,6 mm mittleren Querdurchmesser, alle 3 Ampullen sind formell deutlich erkennbar (Taf. II, Fig. 13, 14). Der Sinus utricularis superior (Taf. II, Fig. 13, 14, *Sus*) ist 0,15 mm lang, im Querschnitt elliptisch (0,12 : 0,03 mm). Der Utriculus zeigt 0,3 mm Länge (Taf. II, Fig. 14, *U*), sein vorderer Pol trägt die Nervenendstellenanlage und ist danach als Recessus utriculi (Sinus utricularis anterior, Taf. II, Fig. 13, *Ru*) zu bezeichnen.

Die Pars inferior ist durch eine circuläre Einschnürung gegen die Pars superior gut begrenzt, verläuft zunächst nach vorne, abwärts und innen, sodann rein nach vorne und medianwärts, das blinde Ende ist nach aufwärts abgebogen und endet halbkugelförmig contourirt ohne im letzten Stück seinen Querschnitt geändert zu haben; die ganze Pars inferior erscheint von innen nach aussen ein wenig abgeflacht. Eine weitergehende Differenzirung der Theile lässt sie nicht zu. Der 0,39 mm lange Ductus endolymphaticus mündet am Uebergange der Pars superior in die Pars inferior. Sein Mündungsstück verläuft in unmittelbarster Nähe des Sinus utricularis superior. Die Pars inferior misst, gestreckt gedacht, 1,2 mm. Das obere

Ende des Ductus endolymphaticus ist in weitmaschiges Bindegewebe eingebettet (Taf. VI, Fig. 39, *De*). Lateral davon zeigt sich bereits Knorpel angelegt, medialwärts ist eine schmale, lockere, mesodermale Bindegewebszone zwischen Ductus endolymphaticus und Medullarrohr eingeschaltet. Am Rautenhirn ist bereits der Plexus chorioideus ventriculi quarti vorhanden, an welchen das obere Ductusende unmittelbar heranreicht. Ebendort erscheint auch die Bindegewebslage mit der Oberfläche des Rautenhirns innig verbunden. Die Epithelwand des Ductus endolymphaticus ist aus einem 5 bis 8 μ hohen, cubischen bis cylindrischen Epithel zusammengesetzt. In der Nähe der Mündungsstelle in das Säckchen (im Bereich des Foramen utriculo-sacculare) wird das Epithel anscheinend mehrreihig, 16 bis 18 μ hoch, zeigt mehrfache Kernreihen, Haarfortsätze und geht continuirlich in die Neuroepithelanlage der Pars superior über (Taf. VI, Fig. 40, *Fus*). Im mittleren Theil des Kanales finden sich stellenweise leisten- oder knospenartige Erhebungen des Epithels (Taf. VI, Fig. 39, *a*). Das obere Ende des Ductus endolymphaticus ist gegenüber dem übrigen Canal erweitert, glattwandig, ein Saccus endolymphaticus ist noch nicht unterscheidbar.

Die Pars superior (Taf. VI, Fig. 40, *U*, *Sus*, *Css*) besitzt noch eine gemeinsame Nervenendstellenanlage für den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen. Die rein epithelialen Theile (Bogengänge und Säckchenwand) zeigen eine Epithelhöhe von 15 μ. An der Convexität der Bogengänge ist zum Theil noch ein leistenartig vorspringender First, zu welchem sich die Epithelwand erhebt, erkennbar; der grössere Theil der Bogengänge zeigt dagegen bereits kreisrunden Querschnitt. Die Ampullen sind nach ihrer Form deutlich erkennbar. Perilymphatische Räume sind im Bereiche der Pars superior noch nicht entwickelt.

Die Nervenendstellenanlage der Pars inferior umfasst noch als einheitliche Anlage die Crista ampullaris inferior, Maçula sacculi, Papilla basilaris und Macula lagenae. Diese Nervenendstellenanlage erstreckt sich auf den gesammten medialen Bezirk der Pars inferior und wird durch ein mehrreihiges Epithel, das Haarfortsätze und eine deutliche cuticulare Grenzzone am Lumenrand erkennen lässt, dargestellt.

In diesem Stadium erscheint auch die Lagena zum ersten Mal in deutlich erkennbarer Gestalt (Taf. VII, Fig. 39a, *Pb*, *L*).

Die Labyrinthkapsel ist in ihrer Entwickelung am weitesten in der von den 3 Bogengängen umschlossenen Nische vorgeschritten (Taf. VI, Fig. 40, *a*). Weiter abwärts wird sie an der lateralen Seite der Labyrinthblase lediglich durch eine sehr dichte, kernreiche Bindegewebszone repräsentirt. Diese Zone erstreckt sich bis an das distale Ende der Pars inferior nach vor-, ein- und abwärts. Die Pars inferior selbst reicht medianwärts unmittelbar bis an das mediane Knorpelstück der Schädelbasis (Taf. VII, Fig. 39a, *a*).

Das Ganglion acustico-faciale liegt in unmittelbarer Nähe des Hirnstammes, seine Ganglienzellen sind dicht gelagert, lassen den charakteristischen Bau der Spinalganglienzellen erkennen und messen im oberen für den Facialis gehörigen Theil des Ganglion (Taf. VII, Fig. 39a, *GVII*) 10 μ : 8 μ, im Uebrigen (Taf. VI, Fig. 40, *GVIII*) 4 μ : 6 μ Durchmesser. Das ganze Ganglion ist in anteroposteriorer Richtung 480 μ lang, im Querschnitt rundlich und von 350 μ Durchmesser. Die peripheren Fasern des Nervus octavus formiren 2 Aeste: den Nervus utriculoampullaris und einen Ast, welcher die Nervenendstellenanlage in der Pars inferior und der hinteren Ampulle versorgt.

In diesem Stadium ist bereits in einem umschriebenen Bezirk die Paukenhöhle wegsam, die secundäre Augenblase ist vollständig entwickelt (Taf. VII, Fig. 39a).

Beuteljunges von Echidna ac., Stadium 46.

Länge der Labyrinthblase (Taf. II, Fig. 15, 16): 1,1 mm.

Pars superior. Die 3 Bogengänge schliessen einen körperlichen rechten Winkel mit einander ein (Taf. II, Fig. 16, *Css*, *Csi*, *Csl*), sie zeigen, am convexen Rand gemessen, 0,55 mm (oberer Bogengang), 0,5 mm (hinterer Bogengang), und 0,4 mm (lateraler Bogengang) Länge. Die Ampullen besitzen in der Richtung der Bogengangradien 0,8 mm Querdurchmesser. Der Sinus utricularis superior (Taf. II, Fig. 16, *Sus*) ist 0,17 mm lang und zeigt elliptischen Querschnitt von 0,4 : 1,0 mm Durchmesser. Schon vor ihrer Vereinigung in den Sinus lenkt der vordere und der hintere Bogengang in die Richtung des Sinus ab (Taf. II, Fig. 16, *Css*, *Csi*), so dass am oberen Ende dieses letzteren ein einspringender Winkel entsteht. Der Utriculus (Taf. II, Fig. 15, 16, *U*) ist 0,4 mm lang, an seinem vorderen Ende zum blasenförmigen Recessus utriculi aufgetrieben (Taf. II, Fig. 16, *Ru*). Das Sinusende des lateralen Bogenganges und die hintere Ampulle münden, unmittelbar neben einander gelegen, in den ovalen Sack (Taf. II, Fig 16).

Die Pars inferior (Taf. II, Fig. 15, 16, *S*, *Pbs*, *L*) zeigt 0,7 mm Länge. Gestreckt gedacht ist sie etwa 1,45 mm lang, an ihr können deutlich drei Theile unterschieden werden: Ein oberer, etwa $^1/_4$ der ganzen Länge einbeziehender, weiter Abschnitt, der Sacculus (Taf. II, Fig. 16, *S*), der noch in breitem Zusammenhange (0,16 mm : 0,09 mm) mit der Pars superior steht (Taf. II, Fig. 16, *Cus*). Oben und vorne zeigt er den Sinus utricularis sacculi deutlich entwickelt (Taf. II, Fig. 15, *Susa*), dessen Wand in einer umschriebenen Stelle mit der Vorderwand des Utriculus durch perilymphatisches Gewebe verlöthet ist (Taf. II, Fig. 15, 16), der hintere Contour des Sacculus ist am Uebergang in die Pars basilaris fast rechtwinklig abgeknickt, während sich sein vorderer Contour allmählich in letztere verliert. Die Pars basilaris (Taf. II, Fig. 15, 16 *Pb*) ist in allen Theilen nahezu gleichweit, von aussen nach innen etwas abgeflacht, misst 0,45 mm äusseren Umfang, und verengt sich (Taf. II, Fig. 15, 16, *J*, *L*) am Uebergang in den untersten Theil der Pars inferior, in die Lagena. Diese letztere ist derart an die Pars basilaris angeschlossen, dass das Endstück der Pars basilaris sammt der Lagena ungefähr eine halbe Windung repräsentirt, deren Krümmungsradius dem Durchmesser (0,08 cm) des häutigen Rohres entspricht, während die Pars basilaris im Uebrigen nach einem sehr grossen Radius (annähernd 0,7 cm) gekrümmt ist. Die Lagena selbst ist von der Pars basilaris gestaltlich durch eine Furche getrennt, die an der concaven Seite der Krümmung aussen und innen vorhanden ist (Taf. II, Fig. 15, 16, *J*, *L*) und nur am convexen Contour, an welchem sich die Lagenawand unvermittelt in die Pars basilaris fortsetzt, verliert.

Der Ductus endolymphaticus ist an seinem oberen Ende zum Saccus verbreitert (Taf. II, Fig. 15, 16, *De*, *Se*) und misst daselbst 0,28 : 0,03 mm. Der Contour des Ductus endolymphaticus setzt sich in denjenigen des Sacculus fort, so dass nunmehr der Utriculus seitlich an den Sacculus angesetzt erscheint (Taf. II Fig. 15, *Se*, *De*, *S*). Der Sinus utricularis inferior ist deutlich erkennbar.

Die Schädelkapsel und besonders die seitliche Schädelwand zeigt sich bereits auf ausgedehnte Strecken hin verknorpelt, der Plexus chorioideus der 4. Ventrikels ist mächtig entwickelt. Der Ductus endolymphaticus ist fast in seiner ganzen Länge von lockerem Bindegewebe umgeben, sein oberes Endstück erweitert, hingegen seitlich bis zur Spaltform abgeplattet, die Wand daselbst mit höckerigen und leistenförmigen epithelialen Vorbuchtungen versehen. Das obere Endstück ist scharf von dem engen und glattwandigen Kanal begrenzbar, somit in diesem Stadium bereits die Scheidung in Saccus und Ductus endolymphaticus eingetreten. Das Epithel ist im oberen Theil des Ductus und im Saccus endolymphaticus 4 μ hoch, cubisch und zeigt grosse, bläschenförmige Kerne. Das obere Ende

des Saccus reicht unmittelbar bis an die Basis des Plexus chorioideus ventriculi quarti heran, mit welchem es durch Bindegewebszüge verbunden erscheint. Im oberen Ende des Ductus endolymphaticus selbst steigt die Epithelhöhe etwas an; in der Mündungsregion findet sich mehrreihiges cylindrisches, 27 μ hohes Epithel, mit schmaler protoplasmatischer Lumenrandzone und scharfem, stark lichtbrechenden Lumenrand. Der beschriebene Epithelstreifen des Ductus endolymphaticus setzt sich continuirlich in die Anlage der Macula utriculi fort (Taf. III, Fig. 40b, *Mu*).

Die rein epithelialen Wandtheile der Pars superior sind aus 3—4 μ hohem, platten bis cubischen Epithel zusammengesetzt (Taf. VII, Fig. 40b, *Csl*).

In der Pars superior finden sich derzeit 3 von einander vollkommen isolirte Nervenendstellen (Macula utriculi, Crista ampullaris superior und lateralis). Das Neuroepithel lässt den typischen Bau (Differenzirung in Stütz- und Haarzellen) erkennen, es sind deutliche Haarfortsätze entwickelt, auf welchen eine blassroth gefärbte, unregelmässig gestaltete Masse ruht, welche der offenbar postmortal veränderten Statolithenmembram bezw. in den Ampullen den Cupulae entspricht.

Die Crista ampullaris inferior ist gleichfalls von der übrigen Neuroepithelanlage isolirt und stimmt im Bau mit den beiden anderen Cristae überein (Taf. VII, Fig. 40a, *Ai*). Die Neuroepithelanlage des Sacculus besteht aus 27 μ hohem, vielreihigen Epithel, das eine protoplasmatische Lumenrandzone, 4—6 über einander liegende Kernschichten, Haarfortsätze und eine blassrothe Auflagerung (Reste der Statolithenmembran) erkennen lässt.

Die laterale Sacculuswand weist ein 6—8 μ hohes, cubisches Epithel auf, das in der Umgebung des Neuroepithels rasch zu einem cylindrischen Epithel ansteigt. Nach abwärts geht das Neuroepithel continuirlich in die Anlage der Papilla basilaris über, mit welcher es breiten Zusammenhang zeigt und im Bau derzeit noch vollständig übereinstimmt.

Die Lagena ist formell gut erkennbar und durch eine sanfte Einschnürung gegen die Pars basilaris geschieden. Ihre Wände bestehen durchaus aus einem 27 μ hohen, mehrreihigen Epithel, das mehrere, unregelmässige Kernschichten und eine protoplasmatische Lumenrandzone besitzt. Im mittleren Theile der Pars basilaris können auch grosse Haarzellen unterschieden werden, die von Stützzellen umgeben sind.

Die Labyrinthkapsel ist bereits theilweise verknorpelt, so dass zunächst die Pars superior von der lateralen Seite her von Knorpel umschlossen erscheint (Taf. VII, Fig. 40b, *Cl*); in der Gegend des Sinus utricularis superior und des Ductus endolymphaticus ist hingegen noch kein Knorpel entwickelt, und diese beiden häutigen Theile sind von lockerem, mesodermalen Bindegewebe umgeben, das hirnwärts mit freier Fläche endet. Im Bereich der Pars inferior ist die Labyrinthkapsel in Form einer Knorpelschale entwickelt, deren Concavität medianwärts gerichtet ist. In diese Knorpelschale ist die ganze Pars inferior, sowie das mächtige Ganglion acustico-faciale aufgenommen. Zusammenhängende perilymphatische Hohlräume sind noch nicht vorhanden.

Das Vorhoffenster ist durch eine breite Lücke der Knorpelkapsel dargestellt und wird durch die solide Stapesanlage, die oblongen Querschnitt zeigt, und durch circulär die Stapesanlage umgebende Bindegewebszüge verschlossen. Der Stapes liegt im Niveau der übrigen Knorpelwand. An seine dem Vestibulum zugekehrte Endfläche ist eine Bindegewebsfaserplatte angeschlossen, die im dem mikroskopischen Bilde durch den Stapes ein wenig in das Vestibulum vorgedrängt erscheint. Vor und unter dem Vorhoffenster findet sich die Anlage des Basilarfensters in Form einer mit dem Vorhoffenster zusammenhängenden, rundlichen Lücke der Knorpelkapsel. Diese Lücke wird von einer Bindegewebsplatte verschlossen, welche die erste Anlage der Membrana tympani secundaria repräsentirt. Nach aufwärts geht der Knorpel der Labyrinthkapsel continuirlich in den Knorpel der seitlichen Schädelwand über. Im

Bereich der Bogengänge erscheinen die Kanäle theilweise bereits durch Knorpel begrenzt. An den Enden der Bogengänge jedoch werden die häutigen Theile, soweit sie in naher Nachbarschaft zu einander gelegen sind, von einem gemeinsamen Knorpelrohr umschlossen. Von einem inneren Gehörgang kann noch nicht gesprochen werden, da in dieser Region die schalenartig geformte Labyrinthkapsel hirnwärts zur Aufnahme der Nerven und Ganglien weit geöffnet ist. Der Nervus facialis verläuft in seinem peripheren Antheil (jenseits vom Ganglion geniculi) in einem isolirten, von Knorpel umgebenen Kanal.

Das Ganglion acustico-faciale hat an Ausdehnung bedeutend zugenommen. Die centralen Fasern sind in Folge der nachbarlichen Lage des Ganglion zum Centralorgan sehr kurz. Histologisch stimmt das Ganglion acustico-faciale dieses Stadiums mit Stadium 45 überein.

Beuteljunges von Echidna ac., Stadium 47.

Das membranöse Labyrinth (Taf. III, Fig. 17, 18) hat bedeutend an Ausdehnung gewonnen und misst von der Convexität des oberen Bogenganges zum vorderen Ende der Pars inferior 1,6 mm.

Die gegenseitige Isolirung der Pars superior und inferior ist ziemlich weit vorgeschritten. Die beiden Säcke, an ihren vorderen Polen in einer Fläche von annähernder Kreisform und 0,12 mm Durchmesser durch Bindegewebe eng verbunden (Taf. III, Fig. 17, *Ssu, Susa*), sind im Uebrigen vollständig von einander isolirt, und eine Verbindung zwischen beiden wird nur durch den Ductus endolymphaticus, der sich in beide Säcke öffnet, hergestellt. Dieser letztere ist 0,75 mm lang, an seiner breitesten Stelle misst er 0,3 mm, in mediolateraler Richtung erscheint er, von aussen gemessen, 0,07 mm dick; nur der den Säckchen benachbarte Theil zeigt Kanalform, der übrige die eines abgeplatteten Sackes. Nach Lage und Form muss der weitaus grössere Theil des ganzen Abschnittes als Saccus endolymphaticus angesprochen werden.

Der Utriculus (Taf. III, Fig. 17, 18, *U*) zeigt die Form einer Birne, deren massiger Abschnitt nach vorn-aussen gerichtet ist. Der Recessus utriculi (Taf. III, Fig. 17, *Ru*) entspricht einer halbkugeligen, am vorderen Ende des Utriculus gelegenen Vorwölbung. Sie trägt die Nervenendstelle. Nach hinten verjüngt sich der Utriculus in einen 0,3 mm langen, in mediolateraler Richtung abgeplatteten Kanal von 0,15 : 0,05 mm Durchmesser, den Sinus utricularis superior; nach abwärts und hinten erscheint der Utriculus in den äusserst kurzen, mehr topographisch als in der Form erkennbaren Sinus utricularis inferior fortgesetzt (Taf. III, Fig. 17, *Sui*), der verhältnissmässig weiter erscheint als bei irgend einem höheren Säugethier. In diesen Kanal mündet aber nicht bloss die hintere Ampulle, sondern auch das Sinusende des lateralen Bogenganges (Taf. III, Fig. 17, *Ai, a*). Das ampullare Ende des hinteren Bogenganges und der Sinustheil des lateralen Bogenganges verlaufen durch ein ziemliches Stück in unmittelbarer Nachbarschaft (Taf. III, Fig. 18, *Ai, a*). Die beiden vorderen Ampullen sind formell vollständig entwickelt (Taf. III, Fig. 17, 18, *As, Al*) und zeigen die den Cristae ampullarum entsprechenden Einsenkungen, die senkrecht zum Längsverlauf der Ampulle gestellt sind. Die beiden vorderen Ampullen grenzen nicht unmittelbar an einander, so dass in ihrem Mündungsgebiet (Taf. III, Fig. 17, *As, Al, Ru*) ein 0,07 mm breiter Streifen der Utriculuswand (bezw. des Recessus utriculi) sichtbar wird. Die Länge der beiden vorderen Ampullen beträgt 0,18 mm, der Durchmesser aller Ampullen annähernd 0,15 mm; die hintere Ampulle, die etwas länger ist als die beiden vorderen (0,2 mm), zeigt sich gegen den Utriculus bezw. gegen den Sinus hin kurz röhrenförmig ausgezogen. Die Bogengänge (Taf. III, Fig. 17, 18, *Css, Csl, Csi*) stellen sich als im Querschnitt kreisrunde Röhren von 0,06 mm äusserem Durchmesser dar. Der längste ist der obere Bogengang (0,9 mm), ihm folgt der hintere Bogengang mit 0,8 mm und sodann der äussere mit 0,7 mm Länge. Der obere Bogengang ist nach einer

einzigen Ebene gekrümmt. Sowohl der hintere als auch der laterale Bogengang zeigen jedoch in der Aufsicht S-förmige Krümmung, so dass am hinteren Bogengang der ampullare Abschnitt des Kanals weiter vorn, am lateralen weiter oben gelegen erscheint als der übrige Theil. Daraus folgt endlich, dass die 3 Bogengänge, genau genommen, nicht einen körperlichen rechten Winkel mit einander bilden, sondern die Ebene des vorderen Bogenganges mit der des lateralen einen Winkel von etwa 80° (Taf. III, Fig. 17, *Css, Csl*), die Ebene des hinteren Bogenganges mit der des vorderen einen Winkel von etwa 100°, mit der des äusseren annähernd einen Winkel von 90° (Taf. III, Fig. 17, 18, *Csl, Csi*). Allerdings ist es hierbei nöthig, für den lateralen und den hinteren Bogengang Mittelebenen zu construiren.

Die Pars inferior zeigt sich deutlich aus drei Stücken zusammengesetzt: Sacculus, Pars basilaris und Lagena (Taf. III, Fig. 17, 18, *S, Pb, L*). Im Ganzen stellt die Pars inferior ein nach aufwärts concav verlaufendes Rohr dar, dessen beide Enden nach rück- bezw. vorwärts gerichtet sind. Das hintere Ende findet seinen Abschluss in dem länglichen Sacculus (Taf. III, Fig. 17, *S*), der die Krümmung der Pars basilaris nach auf- und rückwärts verlängert. Der Ductus reuniens fehlt. Der Sacculus zeigt die Form eines Ellipsoids, dessen längere Axe von vorn-oben nach hinten-unten gerichtet ist. Seine mediale Wand ist, von aussen betrachtet, convex (Taf. III, Fig. 18, *S*), die laterale plan (Taf. III, Fig. 17, *S*), in ihrem centralen Theil schwach gehöhlt. Der Sacculus zeigt einen Umfang von 0,7 mm, der Sinus utricularis sacculi erstreckt sich lateral- und aufwärts (Taf. III, Fig. 17, *Susa*). Nach abwärts und hinten verengt sich der Sacculus auf 0,55 mm Umfang. Die Verengerung liegt unmittelbar unter der Mündungsstelle des Ductus utriculo-saccularis. In diesem 0,17 mm langen Abschnitt (gegenüber 0,28 mm der Länge des Sacculus) biegt das häutige Rohr, das bis dahin nach abwärts und hinten verläuft, nach ein- und abwärts. Diese Region ist von der hinteren Ampulle nur 0,05 mm entfernt, ein Verhalten, das aus der Thatsache erklärt werden kann, dass diese beiden Theile entwickelungsgeschichtlich aus einem einzigen Wandabschnitt hervorgehen. Die Umbiegungsstelle repräsentirt sich in der Ansicht von vorn-oben als stumpfer Winkel von annähernd 160° (Taf. III, Fig. 18, *a*). Sie entspricht der an späteren Stadien scharf ausgeprägten Grenze zwischen Ductus reuniens und Pars basilaris. Die Pars basilaris (Taf. III, Fig. 17, 18 *Pb*) verläuft nach aufwärts schwach concav, gestreckt gedacht misst sie 1,12 mm, in ihrer Mitte ist sie von vorn-oben ein wenig abgeflacht, an ihren beiden Enden von annähernd rundem Querschnitt, ihr Krümmungsradius beträgt ungefähr 0,67 mm; an ihrem unteren (distalen) Ende verengt sich zunächst das häutige Rohr von 0,8 mm auf 0,5 mm äusseren Durchmesser, um sodann unvermittelt sich wieder zu erweitern; so kommt es, dass das blinde, Ende des Rohres, die Lagena, durch eine Einschnürung, die sich besonders an der concaven Seite des Rohres deutlich ausprägt (Taf. III, Fig. 18, *J*), von der Pars basilaris abgesetzt ist; am unteren Ende des Rohres nimmt aber auch der Krümmungsradius rasch ab. Er beträgt in der Nähe des Isthmus nur mehr 0,2 mm, an der Lagena selbst 0,15 mm. Da nun thatsächlich das distale Stück der Pars basilaris und die Lagena in einer gemeinsamen Knochencavität untergebracht sind, so muss sich besonders das Ende der Krümmung der Knorpelkapsel von der Krümmung des häutigen Rohres wesentlich unterscheiden. Das häutige Rohr vollzieht, von dem wenig gekrümmten Abschnitt der Pars basilaris abgesehen, an seinem unteren Ende, gemeinsam mit der Lagena betrachtet, $^3/_4$ einer Windung; von dieser Windung ist am knorpeligen Theil nichts zu erblicken. Der Knorpelabschnitt der Pars inferior stellt in dieser Region einfach einen nach aufwärts schwach concaven fingerförmigen Fortsatz dar, dessen blindes Ende vom häutigen Rohr eben total erfüllt wird, während proximalwärts der Raum zwischen Knorpel und Epithelrohr von perilymphatischem Gewebe durchzogen erscheint.

Der Ductus endolymphaticus (Taf. III, Fig. 18, *De*) mündet in directer Richtung in den Sacculus. Der Utriculus erscheint seitlich an ihn angeschlossen. Das gemeinsame Mündungsgebiet kann in

seinem vorderen Theil in Analogie mit an späteren Stadien vorgefundenen Verhältnissen als Canalis utriculosaccularis bezeichnet werden. Die Mündungsöffnung des letzteren im Utriculus ist annähernd ebenso gross wie die im Sacculus gelegene und zeigt 0,08 mm äusseren Durchmesser. Sacculus, Ductus und Sacculus endolymphaticus sind in derselben Sagittalrichtung gelegen (Taf. III, Fig. 18, *Se, De, S*), und ihre Lumina erscheinen daher in der Sagittalserie in einem einzigen Schnitt getroffen. Der Ductus endolymphaticus (Taf. VI, Fig. 41, *De*) zeigt deutliche Scheidung in Saccus- und Ductusabschnitt. Die Saccuswand besteht aus cubischem Epithel von 4 μ Höhe, lässt vielfach Falten, ja Zotten erkennen, die in ihrer Gestalt den Faltungen des in unmittelbarer Nähe gelegenen Plexus chorioideus ventriculi quarti nicht unähnlich sind. Der Saccus endolymphaticus ist von einer ziemlich breiten Bindegewebszone umgeben; desgleichen ziehen reichliche Bindegewebszüge von ihm in den Plexus chorioideus. In der Mündungsregion des Ductus endolymphaticus in den gemeinsamen Sack findet sich einfaches cubisches Epithel von 8 μ Höhe. Desgleichen besteht die epitheliale Bogengangwand aus 3—4 μ hohem platten, bis cubischen Epithel (Taf. VI, Fig. 41, *Csl, Csi*).

Das Neuroepithel des Utriculus ist unter allen Neuroepithelstellen in der Entwickelung am weitesten vorgeschritten und enthält bis auf die Randpartien der Macula 2 distincte Kernreihen (Taf. VI, Fig. 41, *Mu*), sowie deutlich begrenzte Haarzellen mit Haarbesatz (Statolithenmembran und Statolithen sind nicht nachweisbar). Das Neuroepithel der Macula zeigt 28—30 μ Höhe.

Ebenso hoch ist das Epithel der beiden vorderen Cristae ampullares (Taf. VI, Fig. 41, *Caal*), die, formell vollkommen entwickelt, mit dem Neuroepithel des Utriculus noch zusammenhängen (Taf. VI, Fig. 41, *Caal, Mu*). Die subepitheliale Zone des perilymphatischen Gewebes ist im Bereich der Pars superior überall deutlich entwickelt und führt spärliches Pigment von gelbbrauner Farbe[1]).

Die hintere Ampulle, die in diesem Stadium vom Sacculus bereits vollständig isolirt erscheint, der Sinus utricularis inferior und das Sinusende des lateralen Bogenganges sind in einem einzigen, von Knorpel umschlossenem Raum gelegen und daher centralwärts besonders vom Sacculus nicht durch eine Knorpelwand, sondern nur durch lockeres, perilymphatisches Gewebe geschieden. Die Crista ampullaris inferior stimmt im Bau mit den beiden anderen Cristae ampullares überein, und ist an der vorderen Wand der Ampulle gelegen. Sie wird durch einen ziemlich starken, auf eine lange Strecke isolirt verlaufenden Nervenast versorgt, ihr Epithel ist 27 μ hoch.

Die Macula sacculi (Taf. VI, Fig. 42, *Ms*) erweist sich in ihrer Entwickelung weniger weit fortgeschritten als die Macula utriculi. Sie zeigt im Querschnitt noch vielfach 5—6 über einander liegende unregelmässige Kernreihen und nur in kleinem Umkreis, und zwar nur am oberen Ende der Macula, also an dem Abschnitt, welcher der Macula utriculi zunächst gelegen ist, deutlich zweireihiges Epithel und wohlcontourirte Sinneszellen (Taf. VI, Fig. 42, *Ms, a*). Haarfortsätze, sowie ein scharfer protoplasmatischer Lumenrand sind an der ganzen Ausdehnung der Macula sacculi nachweisbar. Das protoplasmatische Gewebe in der Umgebung der Macula sacculi führt spärliches Pigment.

Entsprechend der späteren Cisterna perilymphatica vestibuli ist ein perilymphatischer Raum von grösserer Ausdehnung bereits vorhanden. Im Uebrigen finden sich nirgends grössere perilymphatische Räume. Die intermediäre Zone des perilymphatischen Gewebes ist locker angeordnet (Taf. VI, Fig. 41. *pi*). An den Bogengängen, sowie am Ductus endolymphaticus wird dichtes perilymphatisches Gewebe angetroffen. Nach ab- und vorwärts verengt sich der Sacculus zur Pars basilaris (Taf. VII, Fig. 42a, *Pb*), die runden Querschnitt ergiebt. Im Uebergangstheil findet sich 15—20 μ hohes Cylinderepithel. Die Pars basilaris

1) In diesem Stadium ist reichliches Retinapigment vorhanden und auch bereits Chorioidealpigment in mässiger Menge nachweisbar.

lässt an ihrem hinteren und centralen Contour eine Neuroepithelanlage erkennen, die histologisch fast vollständig mit der Macula sacculi übereinstimmt. Am weitesten fortgeschritten erscheint das Neuroepithel im mittleren Bezirk der Papilla basilaris, woselbst es bei 27 μ Höhe 2 distincte Kernzonen deutlich erkennen lässt und auch eine protoplasmatische Auflagerung im axialen Winkel (der späteren CORTI'schen Membran entsprechend) aufweist. In einer besonderen Knorpelnische (Taf. VII, Fig. 42a, *Cl*) liegt endlich, durch eine sanfte Einschnürung von der Pars basilaris isolirt, die Lagena (Fig. VII, Fig. 42a, *L*), die an ihrem hinteren und oberen Rand eine Maculaanlage trägt. Die Lagena (Taf. VII, Fig. 42a, ***Ml***) stimmt im Bau mit dem unteren Theil der Pars basilaris überein, mit der sie durch einen schmalen Neuroepithelstreifen zusammenhängt. Die beiden distincten Kernreihen sind nur an einzelnen Stellen erkennbar, an einzelnen sind auch Härchen zu sehen, nirgends eine Statolithenmembran; abgesehen vom Neuroepithelstreifen zeigen sich die übrigen Wandtheile der Pars inferior aus einem 10—20 μ hohen, cubischen bis cylindrischen Epithel zusammengesetzt.

Die laterale Schädelwand ist bereits auf grössere Strecken, so besonders nach aussen vom Petrosum verknöchert, die Labyrinthkapsel noch durchaus knorpelig. Der ganze Saccus endolymphaticus, sowie der grössere obere Theil des Ductus liegen ausserhalb der Labyrinthkapsel. Die Bogengänge besitzen nur im Bereiche ihrer Krümmungsmitte ein isolirtes Knorpelrohr; an den Enden, sowie an den Ampullen fliessen die Knorpelräume zusammen, so dass die beiden vorderen Ampullen, desgleichen der Sinus utricularis superior mit der Sinusmündung des lateralen Bogenganges in je einem Knorpelrohr untergebracht erscheinen. Durch eine vorspringende, knorpelige Leiste ist eine verhältnissmässig scharfe Grenze zwischen den beiden vorderen Ampullen und dem Utriculus gegeben. In der Region des Utriculus sowie weiter abwärts stellt die Labyrinthkapsel eine Knorpelschale dar, die medianwärts eine breite Oeffnung zeigt (Taf. VI, Fig. 41, *Cl*). Durch diese Oeffnung treten die Nervenzüge vom Labyrinth an die Medulla. Die Oeffnung selbst wird fast vollständig durch das Vestibularganglion (s. unten) verschlossen. Eine flache Leiste scheidet im Vestibulumabschnitt den Recessus ellipticus vom Recessus sphaericus. Eine weit schärfer vorspringende Crista dient der Insertion und Begrenzung der Lagenakapsel (Taf. VII, Fig. 42a, *Cl*); an der lateralen Seite zeigt die Labyrinthkapsel eine oblonge Lücke im Knorpel, die durch eine dicke Faserlage von Bindegewebe geschlossen erscheint. Der obere, hintere Theil dieses Bindegewebes ist convex in das Vestibulum vorgebuchtet; an ihn grenzt der Steigbügel, der durch ein kegelförmiges, solides Knorpelstück dargestellt ist und nach dem histologischen Bilde die erwähnte Bindegewebswand in das Vestibulum vorzuschieben scheint. Im vorderen unteren Theil ist die Bindegewebsplatte nach aussen von keinerlei Knorpel bedeckt, sie entspricht hier offenbar der Membrana tympani secundaria und der untere vordere Theil der Lücke somit dem Basilarfenster. Danach sind die beiden Fenster in diesem Stadium durch eine einzige Lücke im Knorpel dargestellt (S. auch Stadium 46, S. 20) und gehen somit aus einer gemeinschaftlichen Anlage hervor.

Die Nervenzellen des oberen Theiles des Ganglion acusticum messen 5 μ : 7 μ. Das Ganglion selbst besteht aus zwei mit einander breit zusammenhängenden Abschnitten, von welchen der obere den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen, der untere den Sacculus, die hintere Ampulle, die Pars basilaris und die Lagena versorgt. Die Nervenzellen des unteren Abschnittes messen 3 μ : 5 μ Durchmesser.

Der obere Abschnitt des Ganglion ist bedeutend grösser und zellreicher als der untere. Auch sind die Ganglienzellen des ersteren viel dichter gelagert als die des letzteren. Im mittleren Theil zeigt das Ganglion im grössten Querschnitt 330 μ : 130 μ Durchmesser.

Der Nervus facialis ist sammt dem Knieganglion vom Acusticus gut isolirt. Er verlässt den Acusticus noch weit vor dem Knieganglion, so dass er am Knie bereits in einem isolirten Knorpelkanal angetroffen wird.

Durch das Ganglion acusticum wird die grosse an der medialen Wand der Labyrinthkapsel befindliche Lücke verschlossen. Das Ganglion selbst reicht fast unmittelbar an das verlängerte Mark heran, so dass die vom Ganglion centralwärts ziehenden Fasern des Nervus acusticus nur kurz sind. In der Peripherie kann man deutlich 3 Aeste unterscheiden: den Nervus utriculo-ampullaris (für den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen), den Nervus sacculo-ampullaris (für Sacculus und Ampulla inferior) und den Nervus lagenae-basilaris (für Lagena und Pars basilaris). Der Nervus lagenae selbst stellt einen ziemlich starken Nervenast dar, der sich knapp vor dem Ganglion mit dem Ast der Pars basilaris vereinigt, in der Peripherie somit in ziemlicher Ausdehnung vollständig isolirt verläuft.

Beuteljunges von Echidna ac., Stadium 48.

Das Labyrinth (Taf. III, Fig. 19, 20, 21; Taf. IV, Fig. 25) zeigt eine Länge von 2,6 mm (Scheitel des oberen Bogenganges vorderes Ende der Lagena). Der Ductus endolymphaticus (Taf. III, Fig. 20, *De*) bietet nur in 0,14 mm Länge Kanalform (0,1 mm äusseren Durchmesser), der übrige, weitaus grössere Theil ist sackartig verbreitert, 0,76 mm lang, 0,6 mm hoch und auf 0,1 mm in mediolateraler Richtung abgeplattet (Taf. III, Fig. 20, *Se*). Die Längsaxe des Ductus und Saccus endolymphaticus verläuft in fast horizontaler Richtung (Taf. III, Fig. 20).

Der Utriculus ist birnförmig mit grösserem kolbigen, vorderen und schlankem hinteren Ende (Taf. III, Fig. 20, *U*). Er erscheint von oben nach unten etwas abgeflacht (Taf. III, Fig. 19, *U*), im Frontalschnitte daher elliptisch. Der Utriculus ist 0,8 mm lang und misst im grössten Querschnitt 0,5 : 0,3 mm; nach hinten und oben geht der Utriculus in ein rundes, 0,2 mm langes, im Querschnitt kreisförmiges (0,2 mm äusserer Durchmesser) Rohr über, den Sinus utricularis superior (Taf. III, Fig. 25, *Sus*). Lateralwärts und hinten erscheinen knapp neben einander 2 Rohre an den Utriculus angeschlossen; das eine, vom selben Querschnitt wie der Sinus utricularis superior und von 0,16 mm Länge, stellt das Zwischenstück zwischen hinterer Ampulle und Utriculus dar, den Sinus utricularis inferior (Taf. III, Fig. 20, *Sui*; Taf. IV, Fig. 25, *Sui*), das zweite, knapp vor und über dem eben genannten gelegen, entspricht dem Sinus-Endstück des lateralen Bogenganges (Taf. IV, Fig. 25, *a*). Die 3 Ampullen sind formell vollständig entwickelt (Taf. IV, Fig. 25, *As*, *Al*, *Ai*), die beiden vorderen liegen nunmehr knapp neben einander (Taf. III, Fig. 21, *As*, *Al*), zeigen sich gegen den Utriculus scharf abgegrenzt, sind 0,32 mm lang und besitzen einen äusseren Durchmesser von 0,3 mm.

Die den Cristae ampullares entsprechenden Einsenkungen sind nach ihrer Form deutlich zu erkennen. Die hintere Ampulle ist ein wenig kleiner als die beiden vorderen (Taf. IV, Fig. 25, *Ai*), formell nicht so charakteristisch ausgeprägt wie diese und gegen den Sinus utricularis inferior auf eine kurze Strecke röhrenförmig ausgezogen. Das Sinus-Drittel des lateralen Bogenganges verläuft mit dem ampullaren Abschnitt des hinteren Bogenganges und der hinteren Ampulle selbst in unmittelbarer Nachbarschaft nach dem Utriculus zu. Beide convergiren utriculuswärts gegen einander (Taf. IV, Fig. 25, *Ai*, *a*).

Die Bogengänge sind im Querschnitt kreisrund und zeigen 0,64 mm äusseren Umfang. Der obere Bogengang misst 1,3 mm, der laterale 1,1 mm, der hintere 1,4 mm Länge (Taf. III, Fig. 19, 20, 21; Taf. IV, Fig. 25, *Css*, *Csl*, *Csi*). Der obere Bogengang erscheint wie in Stadium 47 nach einer Ebene gekrümmt (Taf. III, Fig. 21, *Css*). Der laterale und der hintere Bogengang zeigen die gleichen Krümmungsverhältnisse wie in Stadium 47, wonach die ampullaren Abschnitte des lateralen und des hinteren Bogenganges höher bezw. weiter nach vorn zu liegen kommen als der übrige Theil (Taf. IV, Fig. 25, *Css*, *Csl*). Endlich folgt daraus gleichfalls, dass in der Ansicht von vorn der vordere und der laterale Bogengang

einen spitzen Winkel von etwa 80° (Taf. III, Fig. 21; Taf. IV, Fig. 25, *Css*, *Csl*), in ihren Sinusabschnitten dagegen einen Winkel von 90° einschliessen (Taf. III, Fig. 21), während die Ebenen des hinteren und des vorderen Bogenganges einen Winkel von 100°—110° (Taf. III, Fig. 19, *Css*, *Csi*), die des lateralen und hinteren Bogenganges nach oben fast einen rechten Winkel mit einander bilden (Taf. IV, Fig. 25, *Csl*, *Csi*). Der vordere und der hintere Bogengang münden in einem stumpfen Winkel von annähernd 150° in den Sinus utricularis superior (Taf. IV, Fig. 15, *Sus*).

Die Pars inferior ist gegen die Pars superior scharf begrenzt. Utriculus und Sacculus sind durch Bindegewebe in kleinem Umfange an ihren einander zugewendeten Flächen fest verbunden (Taf. III, Fig. 21, *S*, *U*; Taf. IV, Fig. 25, *U*, *S*). Nach hinten erscheint an den röhrenförmig sich verengenden Sacculus der Ductus endolymphaticus angeschlossen (Taf. III, Fig. 20, *De*). Die Längsaxe des Sacculus ist von vorn-oben nach hinten-unten gerichtet, er misst darin ungefähr 0,4 mm (Taf. III, Fig. 20, *S*) nach vorn-oben läuft der Sacculus in einen fast halbkugeligen Fortsatz aus, der mit dem Sinus utricularis sacculi der höheren Säuger in Analogie gebracht werden muss (Taf. III, Fig. 20, *Susa*), jedoch bei *Echidna* vom Utriculus weiter abgelegen ist als beim höheren Säugethier. Nach rückwärts sind, wie erwähnt, an den Sacculus der Ductus und Saccus endolymphaticus angeschlossen (Taf. III, Fig. 20, *Se*, *De*, *S*). Die Ebene dieser drei Gebilde läuft der sagittalen Medianebene des Kopfes parallel, und so kann man an Sagittalserien auch die Lumina der genannten Theile in einem Schnitt getroffen finden. Nach hinten, unten und aussen verjüngt sich der Sacculus, der in seinem oberen Theil 1,55 mm äusseren Durchmesser zeigt, ziemlich rasch auf 0,6 mm äusseren Umfang (Taf. III, Fig. 19, 20, *Dr*), um dann sofort in das unter einem nach vorn stumpfen Winkel von 100° angesetzte Rohr der Pars basilaris überzugehen, gegen das er sich somit scharf absetzt (Taf. III, Fig. 19, 20, *Dr*, *Pb*). Der kurze, verengte Abschnitt, der eine Länge von etwa 0,16 mm besitzt, muss als Ductus reuniens angesprochen werden. Die Pars basilaris (Taf. III, IV, Fig. 19, 20, 21, 25), im Querschnitt rundlich, von 1,0 mm äusserem Durchmesser, verjüngt sich ein wenig im Mündungsgebiet des Sacculus, an sie erscheint ein fast halbkugeliger Fortsatz von 0,12 mm Basisdurchmesser und 0,8 mm Höhe nach hinten und oben jenseits des Mündungsgebietes des Ductus reuniens angesetzt. Dieser halbkugelige Fortsatz stellt den Vorhofblindsack, Caecum vestibulare, dar (Taf. III, Fig. 19, 20, *Cv*). Die übrige Pars basilaris zeigt, gestreckt gedacht, eine Länge von 3,6 mm, direct gemessen, beträgt die Distanz vom Vorhofblindsack zum vorderen Contour der Pars basilaris 1,8 mm.

Die Pars basilaris zerfällt in drei Abschnitte, von welchen sich die beiden ersten durch ihre Verlaufsrichtung, der dritte auch durch seinen geringen Umfang unterscheiden lässt. Der oberste Abschnitt ist (Taf. III, Fig. 21, *a*), wie erwähnt, in einem Winkel von 100° an den Ductus reuniens angeschlossen und verläuft in einer Länge von 1,0 mm nach vorn ein- und abwärts, an ihn schliesst sich ein 0,9 mm langer Theil, dessen Längsaxe von hinten nach vorn gerichtet ist, an. Diese zwei Abschnitte (Taf. III, Fig, 19, 20, 21, *Pb*) tragen die zugehörige Nervenendstelle, die Papilla basilaris. Der Krümmungsradius des oberen Abschnittes beträgt annähernd 1,0 mm, der des zweiten 0,8 mm. Am Uebergang in den dritten Abschnitt, den Isthmus lagenae, verengt sich das membranöse Rohr auf 0,52 mm äusseren Durchmesser (Taf. III, Fig. 19, *J*), um sich sodann wieder auf 0,66 mm zu erweitern und unter Bildung eines birnförmigen Anhanges von 0,36 mm Längsaxe (Taf. III, IV; Figg. 19, 20, 21, 25, *L*) blind zu enden. Der Krümmungsradius des ganzen Rohres nimmt in diesem Endstück rasch ab. Er beträgt in dem verengten Uebergangstheil, Isthmus lagenae (Taf. III, Fig. 19, *J*), 0,3 mm, an der Lagena selbst 0,28 mm. Wie im Stadium 47 kann also auch hier ein längerer, nach grösserem Krümmungsradius verlaufender, oberer Theil der Pars basilaris von dem nach kleinem Radius gekrümmten distalen Ende unterschieden werden, welches letztere den unteren Theil der Pars basilaris, den Isthmus

lagenae und die Lagena selbst umfasst. Der untere Theil der Pars inferior vollführt somit hier fast $^3/_4$ Windungen. Das knorpelige Rohr macht diesen Windungszug nicht mit, sondern stellt wie in Stadium 47 einen fingerförmigen, nach aufwärts schwach concav verlaufenden Fortsatz dar, in dessen blindem Ende der $^3/_4$ Windungszug des häutigen Rohres untergebracht ist. Eine wenig vorspringende, leistenartige Erhebung des Knorpels, die der Fixation der Lagena dient, trennt den der Lagena angehörenden Theil des Knorpelrohres von dem darüber gelegenen Abschnitt, der topographisch der Pars basilaris zuzurechnen ist.

Der Vorhofblindsack (Taf. III, Fig. 19, 20, *Ai*, *Co*) erscheint der hinteren Ampulle unmittelbar nachbarlich gelegen. Der Utriculus ist seitlich an den Ductus endolymphaticus angesetzt. Die Communicationsöffnung beider zeigt elliptischen Querschnitt (0,16 : 0,12 mm Lumendurchmesser; längerer Durchmesser in der Längsrichtung des Ductus gelegen). Der Ductus endolymphaticus, der obere, röhrenförmig ausgezogene Theil des Sacculus, sowie der benachbarte Theil des Utriculus formiren ein gemeinsames Uebergangsgebiet der genannten drei häutigen Theile, aus dessen vorderem Abschnitt der Canalis utriculo-saccularis hervorgeht.

Die seitliche Schädelwand sowie der Gesichtsschädel (Taf. X, Fig. 53, *a*) zeigt sich auf grosse Strecken hin verknöchert, sonst knorpelig (Taf. X, Fig. 53, *Cr*).

Die Wand der häutigen Bogengänge besteht aus einem 3—5 μ hohen cubischen Epithel (Taf. VIII, Fig. 43—46, *Css*, *Csl*, *Csi*) und einer blutgefässreichen, subepithelialen Bindegewebslage (Membrana propria, Taf. VIII, Fig. 43—46, *pe*, *ps*, *pi*). Die Epithelzellen an der Convexität der Bogengänge sind stellenweise schmäler als in der Umgebung und erscheinen daher dichter an einander geschlossen (Taf. VIII, Fig. 46, *Csl*). Das Neuroepithel der Cristae ampullares erhebt sich bis auf 32 μ Höhe (Taf. VIII, Fig. 45, *Cal*, *Cas*), die Haarzellen mit den Haarfortsätzen sind deutlich entwickelt, ihre Anzahl verhält sich zu der der Stützzellen ungefähr wie 2 : 5. Die Cupula ist nicht erhalten. Zumeist sind an den Cristae ampullares 2 Kernreihen unterscheidbar (Taf. VIII, Fig. 45, *a*): eine aus ovoiden bis spindelförmigen, stark tingirten, dicht gestellten Kernen bestehende ein- bis dreifache, basale Reihe und über dieser eine aus kugeligen (bläschenförmigen), hell gefärbten Kernen zusammengesetzte Zone. Die Kerne der basalen Reihe gehören den Stützzellen, die der oberen den Haarzellen an. Die Grenze des Epithels gegen das Lumen ist durch eine schmale eosinrothe, stark lichtbrechende Zone gegeben.

Die Macula utriculi ist in Ansicht von der Fläche rundlich, senkrecht zur sagittalen Medianebene des Kopfes und so gestellt, dass sie mit der Ebene der Schädelbasis nach vorne einen Winkel von 30° bis 40° einschliesst (Taf. IX, Fig. 48, 50, *U*, *Mu*). An ihrem Rande ist sie nach dem endolymphatischen Lumen gehöhlt, sonst eben. Das Neuroepithel deckt sich in Bau und Höhe mit dem Crista-Epithel. Reichliche, aus je 5—10 Primitivfasern zusammengesetzte Haarfortsätze, Statolithenmembran und Statolithen sind vorhanden, jedoch nicht gut erhalten. Besonders interessant erweist sich nun das Gebiet zwischen der hinteren Ampulle und der Macula utriculi, d. h. die laterale Wand des Sinus utricularis inferior. Hier findet sich eine hügelförmige Erhebung des Epithels auf 32 μ, der Hügel (Taf. VII, Fig. 51, *Mn*) entspricht, von oben gesehen, einem Oval und misst in frontooccipitaler Richtung 130 μ, in mediolateraler Richtung 100 μ Durchmesser. In diesem Theile des Epithels zeigen sich deutlich die für das Neuroepithel charakteristischen Kernreihen (Taf. VII, Fig. 51, *Mn*), die protoplasmatische Lumenrandzone, sowie der stark lichtbrechende, eosinrothe Lumenrand. Auf der Höhe des Hügels finden sich auch Haarfortsätze, die den Sinneszellen des Epithelhügels angehören. In der Umgebung dieser Nervenendstelle fällt das Epithel allseits in kurzer Strecke auf 16 μ, weiterhin auf 7 μ ab. Dieses cylindrische bezw. cubische Epithel, dessen Kerne in mittlerer Höhe stehen, entspricht also einer Nervenendstelle, die nach ihrer Lage eine Macula neglecta darstellt, wie sie Retzius bei Sauriern und Vögeln nachgewiesen hat. Die

Macula im Sinus utricularis inferior, die sich in diesem Stadium zum ersten Male findet und bisher bei keinem Säugethier nachgewiesen worden ist, ist von der Macula utriculi und der Crista ampullaris inferior vollkommen unabhängig. Die erwähnte Nervenendstelle ist knapp hinter der Mündungsstelle des Canalis utriculo-saccularis gelegen; das ihr angehörende Nervenästchen strahlt in einiger Entfernung von der Macula in den Nervus ampullaris inferior ein (Taf. VII, Fig. 51, *Nn*). Die Crista ampullaris inferior zeigt mit den Cristae der beiden vorderen Ampullen übereinstimmenden Bau.

An der Pars inferior erscheinen Ductus reuniens, Sacculus, Ductus und Saccus endolymphaticus an einem Sagittalschnitt getroffen, woraus sich ergiebt, dass die genannten Theile in die sagittale Richtung parallel der sagittalen Medianebene des Kopfes gerückt sind.

Das Foramen utriculo-sacculare zeigt 70 μ Lumendurchmesser (Taf. VIII, Fig. 46, *Fus*), die Zellen sind daselbst wie an den anderen nicht von Neuroepithel eingenommenen Wandtheilen des Sacculus durchschnittlich 10 μ hoch.

Das Neuroepithel der Macula sacculi ist 32 μ hoch (Taf. IX, Fig. 50, *Ms*), die Macula ist ungefähr parallel der sagittalen Medianebene des Kopfes gestellt, nur der obere Theil ist lateralwärts gegen den Utriculus gerichtet. Die Macula hört aber noch vor dem Uebergang des Sacculus in den Processus utricularis sacculi, der somit keine Nervenendstelle enthält, auf. Nach abwärts setzt sich die Macula continuirlich in das Neuroepithel der übrigen Pars inferior fort, so dass der Ductus reuniens, der in diesem Stadium als kurzer, gut begrenzbarer Kanal gegenüber dem weiteren Lumen der Umgebung erkennbar ist, an seiner medialen Wandseite eine Neuroepithel-Anlage trägt (Taf. IX, Fig. 48, *Dr*, *Mdr*).

Nach hinten-oben ist an den Sacculus ein trichterförmig sich verengendes Stück angeschlossen, das gleichfalls gegen den Sacculus scharf begrenzt erscheint und unter allmählicher Verengerung nach 170 μ langem Verlauf in den Ductus endolymphaticus übergeht. In diesem letzteren besitzt die Epithelwand eine Dicke von 8 μ, ist glatt (Taf. VIII, Fig. 44, *De*) und zeigt nur im Bereich des Saccus endolymphaticus Faltung (Taf. VIII, Fig. 43, *Se*). An derjenigen Stelle, an welcher der Ductus endolymphaticus im Raume den Sinus utricularis superior kreuzt (Taf. VIII, Fig. 44, *Sus*, *De*), ist sein Lumen am engsten, so dass sich von diesem Isthmus aus der Ductus endolymphaticus nach beiden Seiten hin erweitert. In seiner Topographie stimmt der Ductus endolymphaticus mit Stadium 47 überein.

Die Macula sacculi (Taf. IX, Fig. 50, *Ms*) zeigt fast in voller Ausdehnung den histologischen Bau der erwachsenen Macula, also 2 Kernreihen, eine protoplasmatische Lumenrandzone und deutlichen Randsaum, dessen Substanz sich mit Eosin stark tingirt und stark lichtbrechend ist. Durch ihn scheinen die Haarfortsätze gleichsam durchgesteckt und an der Durchtrittsstelle und ihrer directen Umgebung dicker und stärker gefärbt als im Uebrigen, so dass bei bestimmter Einstellung der Randsaum nach beiden Seiten (nach dem Lumen und nach dem Epithel) wie mit kurzen Stacheln besetzt erscheint. Der beschriebene Bau ist auch noch in dem Theile des Neuroepithels zu finden, der nach seiner Lage dem Ductus reuniens angehört; auch treten an diesen noch Nervenfasern heran (Taf. IX, Fig. 48, *Mdr*).

Der kleine Vorhofblindsack besteht in seinem epithelialen Theile aus Cylinderepithel von 16 μ Höhe, das eine einzige Kernreihe formirt. Unter der Epithellage findet sich eine breite subepitheliale Bindegewebszone.

Die Pars basilaris zeigt runden Querschnitt mit mässiger Abflachung der hinteren (unteren) Wand (Taf. X, Fig. 51, 53, 54, 56, *Pb*), die vornehmlich die Neuroepithel-Anlage trägt (Taf. X, Fig. 54, 56, *N*). Im Wesentlichen verläuft die Pars inferior in mediolateraler Richtung, so dass sie an einer Sagittalserie in ihrem

mittleren Bezirk senkrecht zum Wandverlauf getroffen erscheint (Taf. X, Fig. 53, *Pb*). Im mittleren Theil zeigt sich auch die untere (äussere) Wand des Kanals ein wenig abgeflacht.

Die rein epitheliale Wand des Kanals besteht aus cubischem Epithel von 8 μ Höhe (Taf. X, Fig. 56, *a*), das am Uebergang in den Neuroepithel-Streifen auf 11 μ und sodann rasch auf die Höhe des Neuroepithels, 32 μ, ansteigt. Dieses letztere ist in der Entwickelung gegenüber dem Zustand der Nervenendstellen der Pars superior und der Macula sacculi weit zurückgeblieben. Im Verticalschnitt ergiebt sich hier ein vielreihiges Epithel, das an manchen Stellen in 4—6-facher Lage überaus zahlreiche, spindelförmige, eng an einander liegende Kerne erkennen lässt (Taf. X, Fig. 56, *N*). Auf diese vielfachen Kernreihen folgt eine schmale, protoplasmatische Randzone, in welcher verhältnissmässig zahlreiche, in Theilung befindliche Kerne nachzuweisen sind. Am Lumen selbst zeigt sich ein schmaler, stark lichtbrechender, glänzender Saum, der im grösseren Theile des häutigen Kanals von eosinrothen, halbkugeligen oder kolbenförmigen Auflagerungen besetzt erscheint. Nur am hinteren-oberen, proximalen Abschnitt des Kanals findet sich die Anlage der CORTI'schen Membran, die am Uebergang der unteren in die axiale Wand des Kanals gelegen ist und der Epitheloberfläche vollständig anliegt (Taf. X, Fig. 56, *Mc*). Eine mässige Erhöhung (bis auf 14 μ) zeigt das cylindrische Epithel an der unteren Wand (Aussenwand) des peripheren Kanals (Taf. X, Fig. 56, *b*), die später mit dem Ligamentum spirale vollständig vereinigt ist, so dass hier an einer umschriebenen Stelle die Wand schwach convex in das Lumen vorgeschoben erscheint (Taf. X, Fig. 56, *c*).

Das perilymphatische Gewebe ist an der vorderen Wand des Kanals (in der Region der späteren Membrana vestibularis) locker gefügt (Taf. X, Fig. 54, *pi*). An der äusseren und an der axialen Seite ist dagegen das perilymphatische Bindegewebe in dichten Schichten angeordnet (Taf. X, Fig. 53, 56, *Lsp*). Im axialen Bindegewebe ist auch das Ganglion basilare gelegen (Taf. X, Fig. 54, 56, *Gb*).

Die beschriebenen Gewebsverhältnisse entsprechen am besten dem in der Entwickelung am meisten vorgeschrittenen, mittleren Abschnitt der Pars basilaris. Nach dem Ductus reuniens zu, also proximalwärts, hört die Anlage der CORTI'schen Membran bald auf, die Epithelprominenz der Aussenwand verstreicht, der Bau der Neuroepithel-Anlage bleibt aber unverändert, wobei abermals auf den ausserordentlichen Kernreichthum der letzteren hinzuweisen ist. Schliesslich vollzieht sich der Uebergang der Neuroepithel-Anlage der Pars basilaris in die des Ductus reuniens (Taf. IX, Fig. 48, *Pb*, *Dr*, *N*, *Mdr*), welcher letztere an dieser Stelle die beiden distincten Kernreihen verliert und die histologische Gestalt des angrenzenden Abschnittes der Pars basilaris annimmt. Die Pars basilaris wird von der Mitte nach dem Ductus reuniens hin dünner (Taf. IX, Fig. 48, *Pb, Dr*); distalwärts verjüngt sich der Schneckenkanal gleichfalls. Er stimmt zunächst histologisch mit dem mittleren Bezirk vollkommen überein. Erst in dem unteren Ende verstreicht die Prominenz an der peripheren Wand, und der Kanal nimmt im Querschnitt fast vollkommene Kreisform an (Taf. X, Fig. 55, *Pb*). Die Neuroepithel-Anlage und die Anlage der CORTI'schen Membran reicht jedoch unverändert nahezu bis in das Ende des Kanals. Das Epithel der Umgebung ist hier cylindrisch und steigt bis auf 16 μ Höhe an. Im Ganzen betrachtet, ist die Neuroepithel-Fläche der Pars basilaris nach vorn und abwärts gerichtet (vergl. Taf. X, Fig. 53, *Pb*, Fig. 54, *Pb*, *N*). Unter rasch zunehmender Verengung des Kanals vollzieht sich sodann der Uebergang der Pars basilaris in das stärker gekrümmte Endstück. In diesem letzteren (Taf. X, Fig. 55, *J*) ist die Neuroepithel-Zone schmäler, die Epithelhöhe und der Kernreichthum jedoch unverändert. Die Anlage der CORTI'schen Membran fehlt hier. Das Epithel zeigt wie im oberen Abschnitt der Pars basilaris kolben- oder keulenförmige, kurze, protoplasmatische Fortsätze. Diese Neuroepithel-Zone geht continuirlich in die Neuroepithel-Anlage des distalen Endstückes der Pars basilaris, die Macula lagenae, über (Taf. X, Fig. 52, 55, *L*). Die Macula lagenae (Taf. X, Fig. 52, *Ml*) erstreckt sich über die obere und hintere Wand der Lagena, zeigt Ovalform und nach dem

oben Gesagten continuirlichen Zusammenhang mit der Papilla basilaris. Die Macula lagenae reicht distalwärts bis in das blinde Ende des häutigen Kanals.

Die Labyrinthkapsel besteht noch durchwegs aus Knorpel und hängt nach hinten mit dem Occipitale continuirlich zusammen (Taf. X, Fig. 53, *Cl, Cr*). Die Knorpelbogengänge (bezw. Bogengangkapseln) sind kürzer als die häutigen, dagegen sind an das Vestibulum auf eine grössere Strecke gemeinsame Bogengang-Endstücke angeschlossen, so dass die Sinusenden der häutigen Bogengänge in ein gemeinschaftliches Knorpelrohr zu liegen kommen. Die Form der knorpeligen Ampullen ist nur angedeutet (Taf. VIII, Fig. 45, *As, Al*), die membranösen Ampullen liegen zum grösseren Theil im Vestibulum selbst. Das Vestibulum (Taf. IX, Fig. 48, 50, *V*) zeigt an seiner vorderen Seite die Mündung des verhältnissmässig weiten und kurzen Aquaeductus vestibuli, durch welchen der Ductus endolymphaticus eintritt, an seiner lateralen Wand 2 grosse Lücken, die durch eine Bindegewebsmembran geschlossen erscheinen. Die vordere untere der beiden Oeffnungen, die Fenestra basilaris ist fast kreisrund und zeigt 500 μ Durchmesser; die Membran ist daselbst von besonderer Dicke und repräsentirt die Membrana tympani secundaria. Das Fenster reicht nach abwärts bis an die Unterfläche der Labyrinthkapsel und ist mit seiner Fläche nach hinten gerichtet. Ueber dem runden (Basilar-)Fenster verläuft der Ductus reuniens, der Vorhofblindsack und der Anfangstheil der Pars basilaris. Die drei genannten Theile sind hier durch solide perilymphatische Gewebsplatten fixirt, knorpelige, der Lamina spiralis der höheren Säuger entsprechende Theile fehlen daselbst. Die hintere obere Oeffnung, die Anlage der Fenestra vestibuli, (Taf. IX, Fig. 48, 49, 50, *Fv*) ist oval, mit der längeren Axe horizontal gestellt und misst 380 : 600 μ, die längere Axe des Fensters verläuft von vorn-oben nach hinten-unten. Die das Fenster verschliessende Bindegewebslage ist dünner als an dem unteren Fenster und wird anscheinend durch den von aussen drückenden, soliden knorpeligen Stapes in das Vestibulum convex vorgedrängt (Taf. IX, Fig. 48—50, *Sta*). Die Paukenhöhle ist als Hohlraum in ihrem vordersten, der Mundrachenhöhle benachbarten Theile in Form eines schmalen Spaltes entwickelt (Taf. IX, Fig. 49, *Cty*), sonst ist in der topographisch der späteren Paukenhöhle entsprechenden Region überall embryonales Bindegewebe vorhanden, den grösseren Theil des Raumes nehmen die derzeit noch knorpeligen Gehörknochen, sowie der Paukenknochen ein (Taf. IX, Fig. 49, *Ma, J, Sta*).

Im Bereich der Pars basilaris ist die Labyrinthkapsel gegen die Schädelhöhle weit geöffnet, die Oeffnung erstreckt sich fast über die ganze Längsausdehnung des Mittelabschnittes der Pars basilaris, zeigt elliptische Form und ist 1,8 mm lang und 1,25 mm breit (Taf. IX, Fig. 48, *Nb*, u. Taf. X, Fig. 53, 54). Diese Oeffnung, die, streng genommen, einem kurzen Kanal entspricht, stellt die Eintrittsstelle des Nervus acustico-facialis dar. Der Porus auditorius internus wird durch die hier liegenden mächtigen Ganglien des Acusticus verlegt (Taf. X, Fig. 54, *Gb*).

Die Histologie des Labyrinthknorpels der *Echidna* wird wohl zum Gegenstand ausführlicher Darstellung gemacht werden müssen, hier sei nur auf seinen ausserordentlichen Zellreichthum hingewiesen. Die Zellen sind spindelförmig oder polyedrisch und sind für sich oder in Häufchen bis zu 6 Zellen in einem einzigen Hohlraum der Grundsubstanz untergebracht. Die letztere tingirt sich mit Hämalaun hellblau und erscheint homogen ohne erkennbare weitere Structur. Die Kapsel der Knorpelzelle ist im Schnitt durch eine zarte, blauroth gefärbte Randzone dargestellt. Nach den Labyrinthräumen hin werden die Knorpelzellen etwas kleiner und zeigen an manchen Stellen den Beginn regelmässiger Anordnung in Form kurzer, dem Wandverlauf der Labyrinthräume parallel gestellter Züge (Taf. VIII, Fig. 45).

Das perilymphatische Bindegewebe ist im Bereich der Bogengänge locker gefügt, jedoch sind noch keine grösseren zusammenhängenden Hohlräume vorhanden. Im Vestibulum ist nur in der Umgebung der

hinteren oberen Wand des Utriculus sehr weitmaschiges, perilymphatischen Gewebe zu finden (Taf. IX, Fig. 48, *a*). Die Cisterna perilymphatica vestibuli ist rudimentär entwickelt (Taf. IX, Fig. 48, *Cpv*). Das Vestibulum ist übrigens im Vergleich zu den darin liegenden Säckchen und dem entsprechenden Befund bei höheren Säugethieren auffallend klein (Taf. IX, Fig. 48, 50, *V*). So kommt es, dass der Sacculus in seinem oberen Theile auf eine grössere Strecke hin unmittelbar an die laterale Vestibulumwand grenzt und somit selbst in topographischer Beziehung kaum von einer Cisterna perilymphatica gesprochen werden kann (Taf. IX, Fig. 49, *S*, *a*).

In der Umgebung des Ductus und Saccus endolymphaticus ist das perilymphatische Gewebe weitmaschig (Taf. VIII, Fig. 44 *De*) und steht im Bereiche des Saccus mit der Leptomeninx und durch einen strangartigen Faserzug mit dem Plexus chorioideus des 4. Ventrikels in Verbindung (Taf. VIII, Fig. 43, *Se*, *PlIV*, *a*). An der Pars basilaris ist in ihrem mittleren Theil bereits ein grösserer, zusammenhängender, der Scala vestibuli entsprechender, perilymphatischer Raum nachweisbar, sonst überall weitmaschiges, perilymphatisches Gewebe vorhanden (Taf. X, Fig. 54, *pi*). Lagena und Isthmus lagenae (Taf. X, Fig. 42 *L*, *I*) sind in ihrem axialen Wandbezirk von lockerem perilymphatischen Gewebe umgeben, in ihrem peripheren liegen sie unweit der Knorpelwand, mit welcher sie wie die periphere Wand der Pars basilaris (Taf. X, Fig. 54, *Pb*, *a*) durch festes Bindegewebe (Ligamentum spirale) verbunden sind (Taf. X, Fig. 52, *L*, *a*). Im Bereich des ganzen Labyrinthes fällt die besondere Breite der endostalen und der subepithelialen perilymphatischen Zone auf.

Der Stamm des Nervus acustico-facialis, wenn überhaupt von einem „Stamm" gesprochen werden kann, ist kurz, dick und zeigt kreisrunden Querschnitt von 1,1 mm Durchmesser. Das Ganglion acusticum stellt noch eine einzige Ganglienmasse dar, die in drei unter einander zusammenhängende Haufen gegliedert ist. Der oberste Abschnitt ist das Ganglion vestibulare superius, das am Eingang des kurzen Meatus internus gelegen ist. Das Ganglion ist 325 μ lang, im Querschnitt elliptisch (Längsaxe horizontal), misst es 460 : 300 μ. Dieser Ganglienabschnitt erstreckt sich nach aussen bis an die laterale Wand des Utriculus, so dass die vom Utriculus und den beiden vorderen Ampullen kommenden Nervenäste nur einen sehr kurzen Weg bis zur Eintrittsstelle in das Ganglion zurückzulegenhaben. Hierbei vereinigen sich, von den Nervenendstellen kommend, zunächst der Nervus ampullaris superior und lateralis zu einem Nerven, in welchen sodann der Nervus utriculi einstrahlt. In den mittleren Bezirk des Ganglion acusticum (Taf. IX, Fig. 50 *GVIII*, *Gvi*) münden der Nervus saccularis, der Nervus ampullaris inferior und der mit dem letzteren vereinigte Nervus maculae neglectae. Der Nervus ampullaris inferior verläuft eine lange Strecke frei durch den perilymphatischen Raum, nimmt das kurze von der Macula neglecta kommende Aestchen auf (Taf. VII, Fig. 51, *Nn*) und vereinigt sich kurz vor dem Eintritt in das Ganglion mit dem Sacculusast. Der unterste Theil des Ganglion acusticum stellt einen Ganglienstreifen dar, der die Pars basilaris in voller Länge an ihrer axialen Seite begleitet (Taf. X, Fig. 54, *Gb*). Der distale Theil dieses Ganglion, der für die von der Macula lagenae kommenden Fasern bestimmt ist, weist relative Selbständigkeit auf (Taf. X, Fig. 52, *Gb*) und ist durch eine Einschnürungsstelle vom übrigen isolirt. Die peripheren Fasern erstrecken sich vom Ganglion zum mittleren Theil der Pars basilaris annähernd in rein radialer Richtung. Am proximalen Theile der Pars basilaris erscheinen sie rückläufig gegen die Papille, am distalen rückläufig gegen das Ganglion angeordnet. Der Nervus lagenae (Taf. X, Fig. 55, *Nl*) ist fast vollständig vom Nervus basilaris isolirt.

Die genannten Nerven verlaufen durchaus durch perilymphatisches Gewebe, in welchem sie wie das Ganglion basilare suspendirt erscheinen (Taf. X, Fig. 54). Der Lamina spiralis oder dem Tractus foraminosus entsprechende Knorpelanlagen fehlen gänzlich. Der untere Theil

des Ganglion acusticum ist im Fundus der grossen, gegen die Schädelhöhle geöffneten Grube gelegen, die, wie oben erwähnt, durch das Ganglion vestibuli superius, sonst durch eine Bindegewebsplatte gegen die Schädelhöhle geschlossen erscheint (Taf. IX, X, Fig. 50, 54, *a*).

Der Nervus facialis spaltet sich in der Höhe des oberen Vestibularganglion vom Nervus octavus ab und geht in einen eigenen Knorpelkanal über, mündet sodann etwa mit der Hälfte seiner Fasern in das kleine spindelförmige Knieganglion, während der übrige Stamm lateral vom Ganglion verläuft. Jenseits vom Ganglion geniculi strahlen die erstgenannten Fasern wieder in den Facialisstamm ein, der weiterhin als spulrunder Nerv den Labyrinthknorpel in der Richtung nach unten-vorn-aussen durchzieht (Taf. IX, Fig. 48—50, *NVII*). Centralwärts legt sich der Facialis von oben und aussen in eine entsprechende Rinne des Acusticus ein; er zeigt daselbst 100 μ Durchmesser. Vom Ganglion geniculi, das im Querschnitt 120 μ Durchmesser aufweist und 600 μ lang ist, erstreckt sich ein mit dem Facialis verlaufender Faserstrang in den Acusticus. Die Zellen des Ganglion geniculi zeigen auffallend hell gefärbtes Protoplasma im charakteristischen Unterschied zu den Nervenzellen des Ganglion trigemini, bis an dessen lateralen Rand das Knieganglion, dem Zuge des Nervus petrosus folgend, fast unmittelbar heranreicht. Die Nervenfaserdicke beträgt am Acusticus 1—2 μ, am Facialis 3—5 μ, die Fasern sind im Acusticus dichter gelagert als im Facialis.

Die durchaus bipolaren Ganglienzellen messen im oberen und mittleren Theil des Ganglion acusticum durchschnittlich 12 μ : 15 μ, im unteren 6 μ : 8 μ bis 8 μ : 10 μ, die Zellen des Knieganglion 16 μ : 21 μ. Die Zellen besitzen eine stark lichtbrechende, kernhaltige, als Abkömmling der SCHWANN'schen Scheide gedeutete Hülle.

Beuteljunges von Echidna ac., Stadium 49.

Verknöcherung der Schädelwand weiter fortgeschritten, jedoch nicht wesentlich verschieden von Stadium 48. Das Epithel der membranösen Bogengänge (Taf. XI, Fig. 57, 58) ist 2—5 μ hoch, platt bis cubisch. An der Concavität und Convexität der Bogengänge erhebt sich das Epithel (cubisch bis cylindrisch) auf 8—10 μ Höhe. Unter dem Bogengangepithel findet sich allenthalben eine mit Eosin roth gefärbte, structurlose Zone als Membrana limitans von 3 μ mittlerer Dicke. An der Concavität und Convexität der Bogengänge sind die Epithelzellen dichter gestellt und höher (5—6 μ) als an den Seitenwänden. Im Cylinderepithel der hinteren Ampulle sind unregelmässig in die dunkel gefärbten Zellreihen vereinzelte Zellen mit hell gefärbtem Protoplasma und schwach gefärbten Kernen eingeschaltet — ein Verhalten, das den in späteren Stadien besonders an den Maculae der Vorhofsäcke beobachteten, atypischen Epithelformationen verwandt angesehen werden muss.

Das Nervenepithel der Cristae ampullares (Taf. XI, Fig. 57, *Cal*) ist 37 μ hoch, in seiner Umgebung steigt das cubische Epithel der Ampullen rasch zu hoch-cylindrischem Epithel an. Die Härchen sind deutlich entwickelt, über denselben findet sich eine eosinrothe, krümelige Masse, die den Cupulae entspricht, jedoch keinerlei Streifung erkennen lässt. Auch das Septum cruciatum ist an allen Cristae deutlich zu sehen; eine ziemliche Strecke vor dem Sinus utricularis superior sind bereits beide häutigen Rohre (oberer und hinterer Bogengang) in einem einzigen Knorpelrohr gelegen, das durch ein membranöses Septum an den beiden Bogengängen entsprechend getheilt ist. Ein ähnliches Verhalten ergiebt das ampullare Ende des hinteren und das Sinusende des lateralen Bogenganges (Taf. XI, Fig. 57, *Csi*, *Csl*). Die beiden vorderen Ampullen ragen mit dem an den Utriculus sich anschliessenden Drittel ihrer Länge in den Vorhof hinein (Taf. XI, Fig 60, *As*, *Al*). Im Uebrigen ist jede von ihnen in der deutlich entwickelten, knorpeligen Ampulle gelegen.

Die Macula utriculi (Taf. XI, Fig. 60, *Mu*; Taf. XII, Fig. 61, 62, *Mu*) ist zur sagittalen Medianebene des Kopfes senkrecht gestellt und bis auf die aufwärts gebogenen Ränder (die Macula erstreckt sich zum Theil auch auf die Seitenwände des Recessus utriculi) flach. Sie ist fast kreisrund, zeigt 450 μ Durchmesser, ihr Epithel ist 37 μ hoch, lässt den typischen Bau des Neuroepithels (2 distincte Kernreihen, dichte basale, eine lockere, gegen das Lumen gerichtete Kernreihe, Sinneszellen mit Haarfortsätzen, säulenförmige Stützzellen) erkennen. Die Haarfortsätze erstrecken sich bis in die 50 μ dicke Statolithenmembran, in welcher sie sich bei starker Vergrösserung fast bis in die Membranmitte verfolgen lassen. Die Haarfortsätze convergiren wie bei den höheren Säugern gegen das Centrum der Statolithenmembran. Die letztere setzt sich aus einer bläulich gefärbten (Hämalaun), der Neuroepithelfläche zugewendeten und einer mit Eosin roth gefärbten, über der ersteren gelegenen Zone zusammen. Ueber der Statolithenmembran sind die blauroth gefärbten Statolithen in Form hexagonaler Krystalle mit abgeschliffenen Kanten zu erkennen. Die Krystalle sind stark lichtbrechend. In der Umgebung der Macula utriculi geht das Plattenepithel des Utriculus, welches wie das der Bogengänge gebaut ist, rasch in hohes, einfach-cylindrisches Epithel über. Dieses zeigt in der directen Umgebung der Macula gleichfalls haarartige, in das Lumen vorragende Protoplasmafortsätze, die aber peripher von der Statolithenmembran gelegen und viel kürzer und plumper sind als die Haarfortsätze der Härchenzellen. Am Lumenrand erscheint überall der Protoplasmatheil der Zelle zu einem linearen, glänzenden, stark lichtbrechenden Saum verdichtet. Die Wand des Canalis utriculosaccularis ist in der Umgebung der Mündungsstelle des Kanales aus 18 μ hohem, einreihigen Cylinderepithel zusammengesetzt. Der Kanal ist 200 μ lang und verläuft mit schwacher, nach aufwärts concaver Krümmung (Taf. XII, Fig. 61, *Cus*).

Die Crista ampullaris inferior zeigt den gleichen Bau wie die Cristae der beiden vorderen Ampullen, ist jedoch etwas breiter als diese. Die Macula neglecta ampullaris ist deutlich in Form einer isolirten Nervenendstelle entwickelt (Taf. XI, Fig. 60, *Mn*), sie liegt in der lateralen Wand des Sinus utricularis inferior (Taf. XI, Fig. 61, *Sui*) und ist vom oberen Rand der Crista ampullaris inferior 200 μ weit entfernt. Sie ist durch einen Neuroepithelhügel repräsentirt, der sich an seiner höchsten Stelle auf 32 μ erhebt (Taf. XI, Fig. 60a, *Mn*). Im centralen Theil des Hügels bietet sich der charakteristische Bau des Neuroepithels mit nachweisbaren Sinneszellen, Haarfortsätzen und einer den Haarzellen angelagerten körnig-faserigen, wohl der Statolithenmembran entsprechenden Schichte. Die basalen Kerne des Neuroepithels der Macula neglecta sind dunkelblau gefärbt, zeigen dichte Stellung und Spindelform, die peripheren sind bläschenförmig, blassblau und etwa in dem Fünftel der Zahl der basalen vorhanden. Zur Macula neglecta, die annähernd kreisrund ist und in der Fläche 330 μ Durchmesser zeigt, erstreckt sich ein 200 μ langer, 27 μ dicker Nervenast (s. unten, Taf. XI, Fig. 60a, *Nn*). Dieser verläuft, wie erwähnt, 200 μ weit isolirt und vereinigt sich sodann mit dem hinteren Ampullennerv. Die Macula neglecta ist mit ihrer Neuroepithelfläche nach hinten und oben gerichtet, die Macula utriculi direct nach oben; mit ihrer Basis sieht die Macula neglecta in die bereits entwickelte Cisterna perilymphatica vestibuli (Taf. XI, Fig. 60, *Mn*, *Cpv*).

Pars inferior. Der Sacculus ist verhältnissmässig gross, füllt den unteren Theil des Vestibulum fast vollständig aus, so dass hier der perilymphatische Raum hinter dem Vorhoffenster (Cisterna perilymphatica vestibuli) nur geringen Umfang erhält (Taf. XI, Fig. 58, *S*, *Cpv*; Taf. XII, Fig. 62, *S*, *Cpv*). Die Epithelwand des Sacculus setzt sich aus cubischen bis cylindrischen, 8—11 μ hohen Zellen zusammen. Das Neuroepithel der Macula sacculi ist 27 μ hoch, zeigt den im Stadium 48 bereits beschriebenen Bau, Haarfortsätze und Statolithenmembran; in Theilung befindliche Kerne sind in der Macula nur in geringer Zahl zu finden und sämmtlich nahe dem Lumenrand, also über der Kernzone der Härchenzellen gelegen. Die Macula sacculi ist annähernd kreisrund, steht senkrecht zur Macula utriculi und zur sagittalen Medianebene des Kopfes

derart, dass die Neuroepithelfläche nach hinten gerichtet ist. Die Macula besitzt der Form des Sacculus entsprechend aufgebogene Ränder, sonst ist sie plan (Taf. XII, Fig. 62, *Ms*). An seinem hinteren, oberen Ende erscheint der Sacculus nach dem Ductus endolymphaticus hin trichterförmig ausgezogen (Taf. XI, Fig. 58, *S*, *a*, *De*). Die Wand des Ductus endolymphaticus besteht im Mündungsgebiet in den Sacculus aus cylindrischem, 15 μ hohem Epithel (Taf. XI, Fig. 58, *De*). Dasselbe besitzt hier haarartige oder kolbenförmige in das Lumen vorragende Fortsätze, die sich mit Eosin färben und 5—8 μ lang sind. Nach abwärts verschmälert sich der Sacculus zum Ductus reuniens (Taf. XII, Fig. 61, *Dr*). Die Macula sacculi ist nach abwärts vollständig scharf begrenzt. Im Ductus reuniens ist jedoch neuerlich ein Neuroepithelstreifen, der die mediale und hintere Ductuswand in sich einbezieht, vorhanden (Taf. XII, Fig. 61, *N*). Der genannte Neuroepithelstreifen reicht fast durch die ganze Länge des Ductus reuniens nach abwärts, besteht aus einem 27 μ hohen Epithel, das im Bau mit den übrigen Neuroepithelien des Vorhofes übereinstimmt, deutlichen Haarbesatz trägt und nach abwärts continuirlich in das Neuroepithel der Pars basilaris, in die Papilla basilaris übergeht. Die laterale, freie Wand des Ductus reuniens ist aus cubischem bis cylindrischem Epithel von 8—11 μ Höhe aufgebaut.

Der Vorhofblindsack ist aus 21 μ hohem, cylindrischem Epithel, das spärliche haarartige, in das Lumen vorragende Fortsätze erkennen lässt, zusammengesetzt (Taf. XII, Fig. 62, *Cv*). Da der Durchmesser dieses häutigen Abschnittes nur 93 μ beträgt, so ist sein Lumen sehr klein. Continuirlich erhebt sich das Epithel des Vorhofblindsackes zum Neuroepithel der Pars basilaris.

Die Pars basilaris zeigt ovalen Querschnitt, die längere Axe des Ovales ist von vorn-oben nach hinten-unten gerichtet, es kann somit eine vordere-untere und eine hintere-obere Wand an dem häutigen Rohr unterschieden werden (Taf. XIII, Fig. 66, 67, 68, *Pb*). Die erstere Wand ist rein epithelial und aus einem 13 μ hohen, cylindrischen Epithel zusammengesetzt. Die hintere, obere Wand dagegen trägt das Neuroepithel, das 37 μ hoch ist; im mittleren Theil der Pars basilaris zeigt sich am Uebergang des oberen in das mittlere Drittel des Neuroepithelstreifens im Querschnitt desselben eine kernfreie Zone, entsprechend den Sinneszellen des späteren Corti'schen Organes (Taf. XIII, Fig. 68, *a*), sowie 3—4 neben einander stehende, (im Axialschnitt) tonnenförmige Zellen mit blassblau gefärbten, grosskugeligen Kernen entsprechend der späteren, radiären Anordnung der Sinneszellen (Taf. XII, Fig. 65, *Pb*).

Vom oberen Winkel des Rohrquerschnittes reicht ein dem Lumenrand angelegter, aus zarten Lamellen zusammengesetzter Protoplasmastreifen bis an die eben genannte Zellgruppe heran, mit welcher er in continuirlicher Verbindung zu sein scheint. Dieser Streifen entspricht der späteren Corti'schen Membran (Taf. XIII, Fig. 68, *Mc*) und findet seine laterale Grenze an einer geringen, hügelförmigen Erhebung des Neuroepithels, dem in diesem Stadium zum ersten Male vorhandenen Epithelwulst. Im Uebrigen ergiebt sich das Neuroepithel der Papilla als vielreihiges Epithel mit überaus zahlreichen Kernen (Taf. XII, Fig. 63, *N*), und von der Stelle, an welcher sich die Corti'sche Membran befindet, abgesehen, erscheint die ganze Circumferenz des Lumens von kurz-kolbenförmigen oder haarähnlichen Fortsätzen von 8—11 μ Länge bekleidet. Proximalwärts, d. h. gegen den Ductus reuniens hin reicht der beschriebene Bau der Papilla bis an den Ductus reuniens selbst und die Reihen der Sinneszellen in der Papille setzen sich unvermittelt in den im Ductus reuniens selbst gelegenen Neuroepithelstreifen fort. Am Uebergang des Ductus reuniens in die Pars basilaris endet die Anlage der Corti'schen Membran mit einem gegen den Ductus gerichteten concaven Rand unter allmählicher Verschmälerung und Verdünnung. Distalwärts breitet sich die kernfreie Zone im Basilarkanal auch auf den oberen Winkel des Kanals aus, der laterale Epithelwulst ist deutlich sichtbar. In der kernarmen Zone kann man auch einzelne in Theilung begriffene Kerne wahrnehmen. Der Sulcus spiralis externus ist vorhanden

(Taf. XIII, Fig. 68, *Sspe*), auch an seinem Epithel ist, wenigstens stellenweise, eine breite protoplasmatische Lumenrandzone sichtbar, und die oblongen Kerne dss cylindrischen Epithels sind basalwärts gerückt. Ueberall ist ein deutlicher, mit Eosin roth gefärbter, stark lichtbrechender Lumenrandstreifen nachzuweisen. Im untersten Gebiet des Kanals finden sich endlich Regionen, in welchen an der basalen Wand Gruppirung in 2 Kernreihen und Vorrücken der Sinneszellen gegen den Lumenrand des Epithels beobachtet wird, so dass in diesem Theil der Anlage der Papilla basilaris das histologische Bild der Maculae der Vorhofsäcke zum Ausdruck kommt. In seinem distalen Endstück, das nach kleinem Radius aufwärts gekrümmt verläuft, verengt sich der häutige Kanal, desgleichen wird der Raum, welchen ihm die Knorpelkapsel bietet, kleiner, der histologische Charakter bleibt zunächst jedoch unverändert; erst im Isthmus lagenae (Taf. XIII, Fig. 68. *J*), wie ich die enge Uebergangsstelle der Pars basilaris in die Lagena bezeichne, wird die Neuroepithel-Zone schmäler und niedriger (27—30 μ) und verstreicht an der Lagena vollkommen; die Anlage der CORTI'schen Membran (Taf. XIII, Fig. 68, *Pb*, *Mc*) findet noch in der Pars basilaris vor dem Uebergang in den Isthmus ihr Ende.

Danach zeigt sich die distale Hälfte der Pars basilaris in der histologischen Entwickelung weiter fortgeschritten als die proximale.

Die Lagena (Taf. XIII, Fig. 66—69, *L*) bietet die Form einer oblongen Blase; sie steht durch den Isthmus lagenae mit der Pars basilaris in breitem Zusammenhang. An ihrer hinteren und oberen Fläche breitet sich ihre Nervenendstelle, die Macula lagenae, aus, die gegen das Lumen concav erscheint (Taf. XIII, Fig. 67, *Ml*). Gestreckt gedacht, ergiebt die Lagena einen Längendurchmesser von 250 μ. Sie ist vollkommen nach dem Typus einer vestibularen Nervenendstelle gebaut und somit aus Stütz- und Haarzellen zusammengesetzt. Sie zeigt die an den Maculae wiederholt erwähnten, distincten Kernreihen, eine protoplasmatische Lumenrandzone, stark lichtbrechenden, glänzenden Randsaum und reichliche Haarfortsätze. Diese letzteren ragen mit ihrem freien Ende in eine etwa 40 μ dicke Schicht, die in der Structur mit der Statolithenmembran der Macula sacculi übereinstimmt. Das Neuroepithel der Macula lagenae ist 30—32 μ hoch, das übrige Epithel ist cylindrisch bis cubisch und von 4—8 μ Höhe. Von der Macula lagenae zieht der ihr zugehörige Nervenast (Taf. XIII, Fig. 66—68 *Ne*) nach hinten und oben gegen den vorderen Rand des Nervus basilaris.

Labyrinthkapsel und perilymphatisches Gewebe. Die Labyrinthkapsel ist durchaus knorpelig, der Knorpel an manchen Stellen, besonders in dem von den Bogengängen eingeschlossenen körperlichen Winkel, zellärmer als in Stadium 48. Im Ganzen hat die Labyrinthkapsel an Ausdehnung zugenommen, unterscheidet sich jedoch in den Einzelheiten der Form nicht vom Stadium 48. Die der Eintrittsstelle des Ductus endolymphaticus entsprechende Oeffnung ist gegen früher verengt, sie hat die Gestalt einer Lücke verloren und Kanalform angenommen (Taf. XI, Fig. 58, *b*), die Membran des Basilarfensters ist durch das Bindegewebslager, durch welches sie dargestellt wird, gegen die Umgebung, in welcher sich nur lockeres Bindegewebe findet, gut differenzirt. Die Steigbügelanlage stimmt in Lage und Grösse mit der des Stadium 48 überein (Taf. XI, XII, Fig. 58, 60, 61, 62).

Alle Epithelwände besitzen eine dicke Bindegewebsgrundlage (Taf. XI, Fig. 57), die sich stellenweise zu einem förmlichen Polster vergrössert. Das letzte gilt vor allem für diejenigen Abschnitte, die nach vollendeter Entwickelung durch festgefügtes Bindegewebe an die Labyrinthkapsel angeschlossen erscheinen (Sacculus, Ductus reuniens, Caecum vestibulare, Pars basilaris, Lagena). An der Aussenseite der peripheren Wand der Pars basilaris findet sich das Bindegewebslager bereits in der Form des späteren Ligamentum spirale verdichtet (Taf. XII, Fig. 65, *Lsp*). Dieses Ligament verbreitert sich distalwärts, so dass der untere Theil der Pars basilaris, der Isthmus lagenae und die Lagena selbst nicht allein an der

peripheren Wand, sondern von 3 Seiten ihrer Circumferenz von einer ligamentartigen Schicht umschlossen und an die unweit entfernte Knorpelwand befestigt erscheint (Taf. XIII, Fig. 66—69). Im Uebrigen ist das perilymphatische Gewebe grobmaschig, an den Bogengängen sind ausgedehntere perilymphatische Räume noch nicht vorhanden, grössere zusammenhängende Räume finden sich hinter der Anlage des Stapes, entsprechend der Cisterna perilymphatica vestibuli (Taf. XI, XII, Fig. 60, 62, *Cpv*), desgleichen im mittleren und distalen Theil der Pars basilaris als erste Anlage der Scala vestibuli (Taf. XIII, Fig. 66—69 *Sv*)[1]. Die Scala tympani ist noch nicht entwickelt; centralwärts verdichtet sich das Bindegewebe um die Nervenäste, besonders im Bereich der Pars basilaris, woselbst die Nervenfasern durchaus in Bindegewebe suspendirt erscheinen, da die Knorpelanlage einer Lamina spiralis fehlt (Taf. XI, Fig. 64, 65, *Cl*).

Das Vestibulum zeigt durch eine sanft vorspringende Knorpelleiste, Crista vestibuli, die Theilung in Recessus ellipticus und sphaericus angedeutet. Die knorpeligen Bogengänge sind etwas kürzer als die membranösen, so dass die Endstücke dieser letzteren bereits in das Vestibulum zu liegen kommen und der obere und hintere Bogengang noch vor ihrem Zusammenfluss in den Sinus utricularis superior, desgleichen der untere Schenkel des hinteren und das Sinusende des lateralen Bogenganges (Taf. XI, Fig. 57) in einem einzigen Knorpelrohr, das allerdings durch ein bindegewebiges Septum getheilt ist, gelegen sind. Der Sinus utricularis superior ist länger als die knorpelige Bogengang-Commissur, so dass das untere Stück des Sinus bereits im Vestibulum liegt; ebenso sind die dem Utriculus angeschlossenen Theile der beiden vorderen Ampullen, sowie der ganze Sinus utricularis inferior noch im Vestibulum selbst untergebracht. Die centralwärts gerichtete Oeffnung (dorso-ventraler Durchmesser = 600 μ) der Knorpelschale der Pars inferior (Taf. XI, Fig. 59, *Cl*), vor allem der Pars basilaris ist wie im Stadium 48 gelegen und beschaffen und gegen die Hirnhöhle durch die Einlagerung des Ganglion acusticum fast vollständig geschlossen (Taf. XII, Fig. 64, 65, *Cl*). Beim Bestand einer dreieckigen, weiten Oeffnung kann daher von einem inneren Gehörgang in Form eines Kanals noch nicht die Rede sein.

Nervus acustico-facialis und Ganglion acusticofaciale. Die Ganglienmasse des Nervus acusticus erscheint in zwei Abschnitte, einen oberen und einen unteren, gegliedert, die unter einander breit zusammenhängen. Der obere Theil ist am Foramen auditorium internum, der weiten, gegen die Schädelhöhle gerichteten Oeffnung der Labyrinthkapsel, gelegen und füllt dieselbe fast vollkommen aus. Er erstreckt sich in der Richtung gegen das Vestibulum ein Stück weit lateral und nach hinten. In diesen Theil des Ganglion mündet der Nervus utriculo-ampullaris und Nervus sacculo-ampullaris (+ Nervus maculae neglectae). Die Selbständigkeit der 3 Aeste des ersteren (für den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen) reicht von den peripheren Nervenendstellen bis an die Crista vestibularis, und danach sind die beiden Nerven der vorderen Ampullen als isolirt verlaufende Aeste länger als der Nervus utriculi. Der Nervus sacculo-ampullaris setzt sich aus dem in voller Länge isolirt verlaufenden Nervus ampullaris inferior, in welchen der Nervus maculae neglectae (Nervus neglectus) einstrahlt (Taf. X, Fig. 60, *Nn*), und dem kurzen Nervus sacculi zusammen. Die Zellgrösse in diesem Theile des Ganglion beträgt 8—11 μ. Die Zellen sind durchaus nach dem Typus der bipolaren Spinalganglienzellen gebaut. Die Faserdicke der Nervenbündel beträgt 2—4 μ.

Der untere Theil des Ganglion ist den zugehörigen Nervenendstellen viel näher gerückt als der obere, erstreckt sich in Form eines langen, der Pars basilaris parallel laufenden Zellzuges derselben entlang und ist hierbei in dem oben erwähnten perilymphatischen Bindegewebe, durch welches eine Lamina spiralis ersetzt wird, suspendirt (Taf. XII, Fig. 55, *N VIII*, *Gb*, *Nb*). Die Zellen dieses Ganglientheiles bilden keine

1) Am Präparat von Blut erfüllt.

geschlossene Masse wie der obere Abschnitt, sondern erstrecken sich in mehr weniger schmalen Zügen oder kleinen unregelmässigen Haufen, im perilymphatischen Gewebe suspendirt, bald mehr central-, bald peripherwärts; proximalwärts tritt das Ganglion besonders nahe an die häutige Pars basilaris heran, ist jedoch etwas kürzer als diese, so dass das proximale Ende der Pars basilaris an seiner axialen Seite nicht vom Ganglion contourirt wird und die Nervenfasern hier rückläufig vom Ganglion zur Nervenendstelle gelangen. Gegen das distale Ende der Pars basilaris tritt das Ganglion vom häutigen Kanal centralwärts zurück und endet mit einem annähernd kugeligen, gegen den übrigen Abschnitt relativ begrenzten Endstück. In dieses strahlen die reichlichen, von der Macula lagenae kommenden Fasern ein, in den übrigen Theil die Basilarisfasern. Nervenfasern, die sich an die im Ductus reuniens gelegene Neuroepithelanlage erstrecken, habe ich nicht nachweisen können.

Die Nervenzellen des unteren Ganglienabschnittes messen 6 μ : 8 μ und variiren fast gar nicht an Grösse. Central vom Ganglion ist dem Nervus acusticus an seiner Ober- und Aussenseite der im Durchmesser etwa 200 μ messende Nervus facialis angelagert. In der Höhe des Ganglion acusticum trennt er sich vom Nervus acusticus und verläuft sodann in einem besonderen Knorpelkanal nach aussen, weiterhin nach aussen und abwärts; in das Anfangsstück dieses Kanals reicht von vorne das kleine Ganglion geniculi, in welchem ein Theil der Facialisfasern unterbrochen wird, während der grössere Theil der Fasern an dem Ganglion vorbeizieht. Die Ganglienzellen des Knieganglion messen durchschnittlich 18 μ : 21 μ, sie unterscheiden sich ausserdem von den Zellen des Ganglion acusticum, die einen stark tingirten Kern besitzen, durch ihre zart gefärbten, bläschenförmigen Kerne. Das Knieganglion zeigt in der Ansicht von oben annähernd Dreieckform und erstreckt sich mit seiner vorderen Spitze bis in das Ganglion trigemini. Die Faserdicke beträgt am Nervus facialis 4—6 μ. Centralwärts von ihrem Ganglion vereinigen sich der Nervus acusticus und facialis zu einem anatomisch einheitlichen Stamm von rundlichem Querschnitt und 290 μ mittlerem Durchmesser, der nach kurzem Verlauf (250 μ Länge) in den Hirnstamm mündet. Kurz vor dem Eintritt in den Hirnstamm werden die Markscheiden der Fasern fast in demselben Querschnitt unvermittelt dünn, so dass die Nervenwurzel plötzlich dünner wird (Taf. XI, Fig. 58, *M, NVIII*; Taf. XII, Fig. 65, *M, NVIII*). In dem dem Centralorgan nahegelegenen Theil des Nerven sind keine Nervenzellen nachweisbar. Ebenso gelingt es nicht, trotzdem an mehreren Stellen vom Facialis zum Acusticus sich erstreckende Fasern nachgewiesen werden können, dem Nervus intermedius entsprechende, lange Faserzüge zu unterscheiden. Auch der Bestand einer Faseranastomose zwischen Ganglion geniculi und dem oberen Vestibularganglion kann für dieses Stadium nicht sichergestellt werden.

Beuteljunge von Echidna ac., Stadien 50 und 51a.

Die ausführliche Beschreibung dieser beiden Stadien, die bezüglich der Entwickelung des inneren Ohres nahezu vollständig mit Stadium 51 übereinstimmen, entfällt.

Beuteljunges von Echidna ac., Stadium 51.

Die Länge des Labyrinths (Scheitel des oberen Bogenganges — vorderes Ende der Pars inferior) beträgt 4,4 mm (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 24, 26, 27). In diesem Stadium sind fast vollständig die Formverhältnisse des erwachsenen *Echidna*-Labyrinths erreicht. Der Ductus endolymphaticus (Taf. III, IV, Fig. 22, 26 *De*) ist 0,24 mm lang, im Querschnitt annähernd kreisrund und zeigt 0,12 äusseren Durchmesser, er geht vor der Kreuzung mit dem Sinus utricularis superior in den verbreiterten Saccusbezirk über. Der Saccus endolymphaticus (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 24, 26, *Se*) misst 1,0 mm in anteroposteriorer Richtung, in

craniocaudaler 0,84 mm; er ist 0,1 mm (von aussen gemessen) breit. Die Epithelwand des Saccus endolymphaticus zeigt reiche Faltung (Taf. XIV, Fig. 72, *Se*) und ist aus 8 μ hohem, cubischen Epithel mit kugeligen Kernen zusammengesetzt, zahlreiche Epithelknospen ragen in das Innere des Saccus vor. Der Ductus endolymphaticus besitzt in seinem dem Saccus benachbarten Stück noch Epithelfalten, im Uebrigen ist er glatt, im Querschnitt kreisrund und zeigt von aussen gemessen 65 μ Durchmesser. Sein Wandepithel ist cubisch, 8 μ hoch, in der Nähe der Uebergangsstelle in den Sacculus (Taf. XVII, Fig. 82, *S*) wird das Epithel unter Ansteigen auf 11—13 μ cylindrisch. Der Saccus endolymphaticus ist zwischen die lockeren Faserschichten der Pachymeninx eingetragen (Taf. XIV, Fig. 72, *P*). Der Ductus endolymphaticus verläuft vom Sinus utricularis superior vollständig getrennt durch einen für ihn bestimmten knorpeligen Kanal (Aquaeductus vestibuli).

Der Utriculus (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 24, 26, *U*) hat annähernd Birnform beibehalten, erscheint jedoch, wie schon im Stadium 48, von hinten-oben gegen vorn-unten etwas abgeplattet, so dass ein Frontalschnitt senkrecht zur Schädelbasis elliptischen Querschnitt (1 mm : 0,6 mm) ergiebt. An seiner oberen-hinteren Wand ist er schwach gehöhlt (Taf. IV, Fig. 26, *a*), am Uebergang der vorderen in die laterale Wand ist in Form einer seitlichen Ausladung wie im Stadium 48 der Recessus utriculi sichtbar, der somit unterhalb der lateralen Ampulle gelegen erscheint (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, *Ru*). Er trägt die herzförmige Macula utriculi; nur in einem kleinen Areale, das annähernd Kreisform von 0,32 mm Durchmesser besitzt, ist die vordere Wand des Utriculus mit dem ihr nachbarlich gelegenen Abschnitt des Sacculus durch perilymphatisches Gewebe verbunden (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, *a*). Nach hinten-oben verschmälert sich der Utriculus, empfängt an seinem hinteren Ende die Mündungen des Sinus utricularis superior und inferior und die utriculare Oeffnung des lateralen Bogenganges (Taf. IV, Fig. 24 *U*, *Sus*, *Sui*, *a*). Die Gestalt dieses Abschnittes weicht wesentlich von der bei höheren Säugethieren gefundenen derart ab, dass sich die 3 genannten Mündungsrohre schon vor ihrer Mündung in den Utriculus zu einem gemeinschaftlichen Endstück vereinigen (Taf. IV, Fig. 24, *b*). Der Sinus utricularis superior (Taf. IV, Fig. 24, *Sus*) zeigt ovalen Querschnitt von 0,5 mm : 0,28 mm Durchmesser, die Länge des Utriculus beträgt 1,6 mm. Der Canalis utriculo-saccularis ist 200 μ lang, zeigt 42 μ äusseren Durchmesser und erscheint aus 11—18 μ hohem Cylinderepithel und einer schmalen subepithelialen Bindegewebslage zusammengesetzt, er verläuft nach aufwärts schwach concav (Taf. XVII, Fig. 82, *Cus*).

Die 3 Ampullen sind formell vollkommen entwickelt, die hintere Ampulle (Taf. IV, Fig. 24, *Ai*) ist etwas länger als die beiden übrigen, sie misst 0,64 mm, die laterale und die obere je 0,52 mm (Taf. III, IV, Fig. 22—24, 26 *As*, *Al*). Die vollkommene Blasenform zeigt die hintere Ampulle, die sich gegenüber ihrem Bogengangende an der dem Sinus utricularis inferior zugewendeten Seite fast symmetrisch verengt. Der Umfang der Bogengänge beträgt annähernd 1,06 mm. Von den 3 Bogengängen (Taf. III, IV, Fig. 22—24, 25—27, *Css*, *Csl*, *Csi*) erscheinen der laterale und der hintere unter einander gleich lang (an der Convexität gemessen, 2,8 mm). Die Länge des oberen Bogenganges beträgt 2,6 mm. Die Bogengangkrümmung entspricht am vorderen und lateralen Bogengange etwa $^5/_8$ (Taf. IV, Fig. 24, *Css*), die des hinteren Bogenganges fast $^3/_4$ eines Kreisumfanges (Taf. IV, Fig. 24, *Csl*, *Csi*). Der vordere Bogengang ist nach einer Ebene gekrümmt, die beiden anderen Bogengänge verlaufen, wie schon in früheren Stadien, in S-Form derart, dass der vordere Abschnitt des lateralen Bogenganges höher im Raume gelegen erscheint als der hintere (Taf. IV, Fig. 24, *Csl*) und der ampullare Abschnitt des hinteren Bogenganges weiter nach vorn zu liegen kommt als der Sinustheil dieses Bogenganges (Taf. III, IV, Fig. 22, 24, *Csi*). So kommt es, dass die Grösse des körperlichen Winkels,

welchen die 3 Bogengänge mit einander einschliessen, verschieden erscheint, je nach dem Standorte des Beschauers. Die Ebene des oberen Bogenganges schliesst mit der Ebene des vorderen Abschnittes des lateralen Bogenganges einen Winkel von ungefähr 80°, mit dem hinteren Bezirk desselben Bogenganges einen rechten Winkel ein, während die Durchschnittsebene des hinteren Bogenganges zu der des vorderen Bogenganges im rechten Winkel steht (Taf. IV, Fig. 24). Wählt man für den lateralen Bogengang gleichfalls eine Durchschnittsebene, so ergiebt sich zwischen dem lateralen und oberen und dem lateralen und hinteren Bogengang ein Winkel von 90°.

An der Pars inferior können deutlich fünf Abschnitte unterschieden werden: Sacculus, Ductus reuniens, Caecum vestibulare, Pars basilaris und Lagena (Taf. III, IV, Fig. 22, 23—25, 26, 27). Die genannten Abschnitte sind gestaltlich zureichend begrenzbar. Der Sacculus (Taf. III, Fig. 22, *S*) zeigt die Form einer in mediolateraler Richtung abgeplatteten Blase von 0,52 mm : 0,44 mm Durchmesser. Er trägt nach hinten-oben einen füllhornförmigen, sich rasch verschmälernden Fortsatz von 0,16 mm Länge, an den sich der Ductus endolymphaticus anschliesst (Taf. IV, Fig. 26, *S*, *De*). Vom oberen Ende dieses Fortsatzes geht der 0,09 mm lange und 0,05 mm äusseren Durchmesser zeigende Canalis utriculo-saccularis ab, welcher derzeit die einzige Lumenverbindung der Pars superior und inferior darstellt (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 26 *Cus*). Die obere Fläche des Sacculus ist in kleinem Umfange (s. oben) mit der vorderen-unteren Fläche des Utriculus durch perilymphatisches Gewebe vereinigt, eine Verbindung, welche durch das Bindegewebe des unmittelbar vor den Contouren der beiden Säckchen verlaufenden Nervus utriculoampullaris eine bedeutende Verstärkung erfährt (Taf. IV, Fig. 27, *Nua*). Nach vorne-unten-aussen erscheint an den verjüngten Teil des Sacculus der 0,28 mm lange, 0,12 mm äusseren Durchmesser zeigende, röhrenförmige Ductus reuniens angeschlossen (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 26, *Dr*). Derselbe verbreitert sich ein wenig an seinem unteren Ende an der Stelle, an welcher er in die Pars basilaris übergeht.

Der membranöse Theil der Pars basilaris (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 24, 26, 27, *Pb*) zeigt die Form einer Röhre mit abgeplatteter hinterer Fläche und ungefähr den Umfang der Bogengänge (1 mm). Gestreckt gedacht, misst sie 5,2 mm; nach ihrer Verlaufsrichtung kann sie in zwei Abschnitte getheilt werden. Der proximale, 3 mm lange Theil, ist nach grossem Radius (2,7 mm) gekrümmt, verläuft nach oben wenig concav und ist nach vorn-unten abwärts gerichtet. Der zweite, distale Abschnitt ist 2,2 mm lang, nach einem Radius von ungefähr 1,1 mm gekrümmt und verläuft nach auf- und vorwärts, in seinem distalen Endstück auf- und rückwärts.

An das proximale Ende der Pars basilaris ist der kegelförmige, 0,08 mm lange Vorhofblindsack angeschlossen (Taf. III, IV, Fig. 22, 26, *Cv*), sein Basisdurchmesser beträgt 0,16 mm. An ihrem distalen Ende verjüngt sich die Pars basilaris unvermittelt auf 0,68 mm Rohrumfang und geht unter Zwischenschiebung des 0,12 mm langen, verengten Bezirkes, Isthmus lagenae, in die blind geschlossene Lagena über (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, 24, 26, 27, *I*, *L*). Lagena und Isthmus lagenae verlaufen nach einem Krümmungsradius von 0,56 mm; die Lagena zeigt Bohnenform (*L*), in ihrem weitesten Theile 1,2 mm äusseren Durchmesser und ist 0,68 mm lang, 0,4 mm breit und 0,28 mm hoch. In topographischer Beziehung ist zu erwähnen, dass die Entfernung des vorderen Contours der Pars basilaris vom Sacculus 2,4 mm, die Distanz der Lagena vom Sacculus 1,6 mm beträgt. Wie in früheren Stadien verlaufen Ampulla inferior und Ductus reuniens in unmittelbarer Nachbarschaft und nur 0,16 mm von einander entfernt (Taf. III, IV, Fig. 22, 23, *Ai*, *Dr*).

An den Maculae der beiden Vorhofsäcke, sowie in deren nächster Umgebung finden sich vereinzelte Epithelstellen von atypischem Bau, an welchen umschriebener Defect der Sinneszellen (Taf. XII, Fig. 79, 79a) oder subepitheliale Epithelblasen zu beobachten sind (Taf. XV, Fig. 79b).

Die Nervenendstelle des Utriculus ist an der basalen Fläche des Recessus utriculi gelegen und weist einen mittleren Durchmesser von 0,4 mm auf (Taf. XV, Fig. 80, *Mu*; Taf. XVI, Fig. 81a, *Mu*). Die rundliche Macula sacculi zeigt 0,3 mm Durchmesser (Taf. XVI, Fig. 81a, *Ms*). Die Macula lagenae besitzt die Form einer Ellipse von 0,72 : 0,24 mm Axenlänge, die Papilla basilaris erstreckt sich durch die Pars basilaris proximalwärts bis an die Einmündungsstelle des Ductus reuniens, in distaler Richtung bis an den Isthmus; der Vorhofblindsack, sowie der Ductus reuniens besitzen keine Nervenendstellen.

An den Bogengängen zeigt sich das perilymphatische Gewebe aus einer weitmaschigen intermediären Zone, einer geschlossenen endostalen und einer subepithelialen Zone zusammengesetzt (Taf. XIII, Fig. 70, 71, *pe*, *pi*, *ps*). Während in der Nähe der Bogengangscheitel die| membranösen Bogengänge von der Knorpelwand weiter abgelegen sind, legen sich die Bogengänge in der Nähe der Ampulle fast vollkommen an die Knorpelwand an. Auffallend erscheint weiters, dass die perilymphatischen Maschenräume entsprechend der Concavität der Bogengänge zumeist leer erscheinen (Taf. XIV, Fig. 75, *b*), während sie an der Convexität von einer eosinrothen homogenen Masse, die keine weitere Structur erkennen lässt, erfüllt sind (Taf. XIV, Fig. 75, *c*). An einzelnen Stellen, und zwar häufiger an der Convexität als an der Concavität der Bogengänge, steigt das Plattenepithel der Kanäle, das 4 μ Höhe zeigt, auf ein cubisches bis cylindrisches Epithel von 8—10 μ Höhe an (Taf. XIII, Fig. 71, *a*, *b*).

Die Cristae ampullares (Taf. XIV, Fig. 74, 75 *Cal*, *Cas*) sind formell deutlich entwickelt, 0,28 mm lang, 0,1 mm breit. Das Neuroepithel der Cristae (Taf. XIV, Fig. 74, 75 *Cal*, *Cas*) zeigt eine Höhe von 40 μ und die histologische Zusammensetzung wie in Stadium 49; im Uebrigen stimmt das Epithel der Ampullenwände mit dem der halbzirkelförmigen Kanäle überein. Diese letzteren (Taf. XIII, Fig. 71) besitzen einen Lumendurchmesser von 108 μ gegenüber 330 μ der zugehörigen Knorpelröhren. Die Cristae repräsentiren sich im Querschnitt als Hügel, deren Höhe die breiteste Stelle der Basis nicht überragt. Sie sind durch eine rundumlaufende, seichte Furche, die von Cylinderepithel ausgekleidet ist, gegen die umgebende Ampullenwand isolirt (Taf. XIV, Fig. 75, *d*).

Das Epithel der Macula utriculi ist 32 μ hoch (Taf. XVI, Fig. 81a, *Mu*), ist in der bereits beschriebenen Weise aus Stütz- und Haarzellen zusammengesetzt, besitzt reichen Haarbesatz, welcher in die Statolithenmembran ragt, und auf der Statolithenmembran sind in dünner Schicht die Statolithen gelegen die sich als hexagonale Krystalle mit abgeschliffenen Kanten, als wetzsteinförmige oder kugelige Körperchen repräsentiren. Ihre Grösse schwankt von 1—2 μ bis 10—15 μ. Der Sinus utricularis superior (Taf. XIV, Fig. 73, *Sus*) füllt den ihm zugemessenen Knorpelraum fast vollständig aus. Sein cubisches Wandepithel in welchem schwach und stark tingirte Zellen unterschieden werden können, erhebt sich stellenweise auf Cylinderhöhe, (Taf. XIV, Fig. 73, *a*).

Die hintere Ampulle stimmt im histologischen Bau mit den beiden anderen überein. An der Vorderwand des Sinus utricularis inferior (Taf. XVI, Fig. 81, *Sui*, *Mn*) erhebt sich die Macula neglecta (ampullaris). Sie besteht aus einem Epithelhügel von 100 μ Länge (in der Sagittalrichtung gemessen) und 180 μ Breite, der in der distincten Stellung seiner Haarzellen an die Maculae der Amphibien erinnert. Er zeigt deutlich die Zusammensetzung aus Stütz- und Haarzellen und einen Haarbesatz. Die freien Enden der Haarfortsätze sind in eine gestreifte, eosinrothe Zone eingesenkt, Statolithen sind daran nicht erkennbar. Die Macula neglecta ist von der Macula utriculi und der Crista ampullaris inferior vollkommen isolirt. Das Neuroepithel erhebt sich in ihr bis zu 32 μ, gegen die Umgebung fällt das Epithel rasch bis auf 5 μ ab. Wie an den Maculae der Vorhofsäcke ist auch an der Macula neglecta ein stark lichtbrechender, linearer Lumenrandsaum erkennbar.

Die freie, laterale Wand des Sacculus (Taf. XV, XVI, Fig. 80, 81a, *S*) zeigt sich aus 10—12 μ hohem, cubischen bis cylindrischen Epithel zusammengesetzt. Die Macula sacculi (Taf. XV, XVI, Fig. 80, 81a, *Ms*) ist mit ihrer Epithelfläche senkrecht zur sagittalen Medianebene des Kopfes gestellt und mit der dem Sacculuslumen zugewendeten Seite nach hinten und ein wenig nach abwärts gerichtet. Das Neuroepithel (Taf. XV, Fig. 78) ist daselbst 32 μ hoch, stimmt im Bau mit der Macula utriculi überein, nahe dem Lumenrand sind vereinzelte in Theilung begriffene Kerne nachweisbar, desgleichen in dem cubischen Epithel in der directen Umgebung der Macula (Taf. XV, Fig. 77, *a*). Nach hinten-unten-aussen verengt sich der Sacculus zum Ductus reuniens, der 70 μ Lumendurchmesser und 100 μ Dickendurchmesser zeigt. Das Epithel der medialen Wandhälfte (Taf. XVII, Fig. 82, *Dr*, *Mdr*) dieses Kanals ist hoch-cylindrisch bei Basallagerung der spindelförmigen Kerne in einfacher Reihe. Die Zellen sind daselbst 30 μ hoch, zeigen deutlichen Lumenrandsaum, Tonnenzellen sind jedoch nicht mehr nachweisbar. Die laterale Wand des Ductus reuniens ist wie die freie Sacculuswand gebaut (Taf. XVII, Fig. 82, *f*).

Der Vorhofblindsack ruht auf einer dichten Bindegewebsgrundlage, seine Epithelwand besteht aus 8 μ hohen, cubischen Zellen an der freien Wand, und aus 25—30 μ hohem, cylindrischem Epithel in dem dem Bindegewebspolster angelagerten Wandabschnitt. Der Vorhofblindsack verbreitert sich nach dem Vorhofende der Pars basilaris, in welches er ohne scharfe gestaltliche Begrenzung übergeht (Taf. XVII, Fig. 82, *Pv*). Unterhalb des Vorhofblindsackes ist das Schneckenfenster gelegen, das sich gegen die Paukenhöhle nach hinten öffnet und das durch den breiten Faserzug der Membrana tympani secundaria verschlossen ist. Hinter der Membran findet sich ein grösserer perilymphatischer Hohlraum, entsprechend dem Anfangsstück der Scala tympani.

Die häutige Pars basilaris giebt annähernd ovalen, an manchen Stellen fast dreieckigen Querschnitt; die hintere basale Wand umfasst die Nervenendausbreitung (Taf. XVII, Fig. 85, 86, *Mb*; Taf. XVIII, Fig. 87 bis 89, *Mb*). Ein stellenweise entwickelter, axialer Wulst, bestehend aus einer bindegewebigen Grundlage und einem hochcylindrischen Deckepithel, stellt die Anlage der Crista spiralis dar (Taf. XVII, Fig. 86, *Csp*; Taf. XVIII, Fig. 87, *Csp*). Peripheriewärts steigt das cylindrische Epithel rasch auf 37 μ Höhe an, und dieses Nervenepithel erstreckt sich über die untere, hintere Wand der Pars basilaris bis an die periphere Wand, woselbst es durch den Sulcus spiralis externus, der somit bei der Echidna früher auftritt als der Sulcus spiralis internus, gegen das etwa 12 μ hohe, cylindrische Epithel der peripheren Wand (Aussenwand) scharf abgesetzt ist (Taf. XVII, Fig. 85, 86, *Sspe*; Taf. XVIII, Fig. 87, *Sspe*). In dem der Crista spiralis zunächst gelegenen Theil zeigt das Neuroepithel eine mehrfache, basale Kernreihe und eine breite Protoplasmazone am Lumenrand (Taf. XVIII, Fig. 87, *a*). Peripher davon ist eine distincte obere, am Radialschnitt aus 4—7 Kernen bestehende Kernreihe sichtbar, die den Haarzellen angehört (Taf. XVIII, Fig. 87, *b*). Der ganze Neuroepithelstreifen lässt den Sinneszellen entsprechend einen deutlichen Haarbesatz erkennen, an welchen sich axial die Membrana tectoria anschliesst, die sich über die Anlage der Crista spiralis hinweg bis in den axialen Winkel der Pars basilaris erstreckt (Taf. XVIII, Fig. 87, 89, *Mc*).

Die Grundlage der basalen Wand wird von parallel laufenden Bindegewebszügen gebildet, welche die Nervenfasern des Nervus basilaris zwischen sich fassen (Taf. XVII, Fig. 85, *p*, *Nb*). Die äussere (periphere) Wand der Pars basilaris ist aus cylindrischem Epithel bis zu 21 μ Höhe zusammengesetzt (Taf. XVIII, Fig. 87, 88, *Mp*), die Prominentia spiralis ist nur an wenigen Stellen entwickelt (Taf. XVIII, Fig. 88, *Psp*). Die periphere Wand ist durch Bindegewebe (Ligamentum spirale) an die Knorpelwand befestigt (Taf. XVII, XVIII, Fig. 85, 86, 87—89, *Lsp*). Die Stria vascularis ist noch nicht vorhanden. Das Ligamentum spirale führt reichliches, körniges, hell- bis dunkelbraunes Pigment in und zwischen den Zellen. Die obere Wand des häutigen Kanals, Membrana vestibularis (Taf. XVIII, Fig. 87, 89, *Mv*), besteht aus

cubischem, 10—12 μ hohem Epithel, welches nach der Scala vestibuli hin von einer Bindegewebsschicht bedeckt ist. Das perilymphatische Gewebe ist stellenweise subepithelial zu kleinen Knäueln verdichtet.

Der beschriebene Bau gilt für den mittleren Theil der Pars basilaris. Proximalwärts verflacht die Crista spiralis, doch bleibt zunächst eine breite Neuroepithelzone, ihr Haarbesatz und die Membrana Corti noch bestehen, ja die letztgenannten Theile erstrecken sich mit ihrem oberen Ende sogar in den Ductus reuniens; gegen das Vorhofende nimmt die häutige Pars basilaris ovalen Querschnitt an und wird etwas schmäler, die Höhe des Epithels bleibt dagegen unverändert (Taf. XV, Fig. 76, *Pb*). Distalwärts wird die Pars basilaris allmählich kleiner und nimmt rundlichen Querschnitt an, so dass man endlich eine gegen das Lumen gehöhlte basale Wand und eine darüber gelegte Deckwand unterscheiden kann. Die erstere trägt das Neuroepithel, das an der axialen Seite am Uebergang in das einfache cylindrische Epithel eine schwache, der Crista spiralis entsprechende Erhebung zeigt, während in seinem mittleren Theil eine leichte, furchenartige Vertiefung zu constatiren ist. Im Bereich des ganzen Neuroepithels ist eine breite protoplasmatische Zone am Lumenrand erkennbar, welche die distincte Reihe der Haarzellen in sich fasst; Haarbesatz und Corti'sche Membran wie im mittleren Theil des Basilarkanals. Peripherwärts endet die Basalwand mit einer gegen das Lumen gewendeten winkligen Abbiegung in die Deckwand. Diese letztere ist aus pallisadenförmigem Cylinderepithel von 19 μ Höhe zusammengesetzt, das höher oben, etwa der Gegend der Membrana vestibularis entsprechend, zu einem cubischen, 8 μ hohen Epithel verflacht. Das Neuroepithel ruht hier auf einem dicken Bindegewebslager, das von Nervenfasern durchzogen wird. Die Deckwand wird in $^3/_4$ ihrer Circumferenz von solidem Bindegewebe (Ligamentum spirale) umgeben, das sich bis an die Knorpelwände erstreckt, während nur ein kleiner, nach seiner Lage als Fortsetzung der Vestibularmembran anzusehender Abschnitt nach beiden Seiten hin frei erscheint. Im untersten Theil erhält endlich der Basilarkanal ovalen Querschnitt; die der Crista spiralis entsprechende Prominenz verstreicht vollkommen; das Neuroepithel ist in dieser Region noch vorhanden, desgleichen der Sulcus spiralis externus. Der Kanal verengt sich bis auf 300 μ : 220 μ Axenlänge. Das Pallisadenepithel der gesammten Deckwände gewinnt weiterhin an Höhe und nur am Uebergang in die axiale Wand besteht auch hier noch eine schmale Zone, in welcher das Cylinderepithel unvermittelt abflacht (Taf. XVI, Fig. 90, 90a, *Pb*). Endlich geht der Neuroepithelstreifen verloren. An den Isthmus basilaris (Taf. XVIII, Fig. 89, *I*) schliesst sich unter rascher Erweiterung des häutigen Lumens die L a g e n a an, die die Form einer oblongen Blase zeigt (Taf. XVIII, Fig. 89, *L*). Die M a c u l a l a g e n a e (Taf. XVII, Fig. 83, 84, *Ml*; Taf. XVIII, Fig. 89, *Ml*) ist zum grösseren Theil in der Hinterwand der Lagena gelegen. Ihre Lumenfläche ist nach vorn und abwärts gerichtet. Zum kleineren Theil erstreckt sich die Macula auch auf die axiale Wand, so dass die Lumenfläche dieses Theiles der Nervenendstelle nach aufwärts gerichtet erscheint. Die Macula lagenae bildet somit den Abschluss des distalen Endes des unteren Nervenepithelabschnittes, sie misst im Sagittalschnitt in ihrem grösseren, an der Hinterwand der Lagena gelegenen Theil 410 μ, im vorderen Abschnitt 125 μ, also in occipito-frontaler Richtung (gestreckt gedacht) 535 μ. Das Neuroepithel der Macula lagenae (Taf. XVII, Fig. 83, 84, *Ml*) ist 32 μ hoch und zeigt den charakteristischen Bau der vestibularen Nervenendstellen, einen Haarbesatz, in welchem die Haare nach dem Centrum der Macula convergiren, Statolithenmembran und Statolithen (Taf. XVII, Fig. 83, *O*). An einzelnen Stellen werden die Haarzellen in der Lagena zu Häufchen angeordnet getroffen. In einem solchen Haufen, der sich aus 2—6 Zellen zusammensetzt, s i n d n u r H a a r z e l l e n, k e i n e S t ü t z z e l l e n e n t h a l t e n. Diese letzteren umranden vielmehr den Haarzellhaufen (Taf. XVII, Fig. 84, a, a_1). Gegen den Isthmus verengt sich die Papilla basilaris, die unmittelbar vor demselben noch 270 : 180 μ von aussen misst, bis auf den kreisrunden Querschnitt des Isthmus von 130 μ äusserem Durchmesser. Die Zellgruppen in einzelnen Wandabschnitten der Pars basilaris bleiben zu-

nächst bestehen und gehen sodann continuirlich auf das Epithel des Isthmus über, das in der ganzen Circumferenz aus mehrreihigem, hochcylindrischen Epithel gebildet ist (Taf. XVII, Fig. 89, *I*). In der Fortsetzung der Neuroepithel-Zone erstreckt sich durch den Isthmus ein schmaler Streifen eines 32 μ hohen, cylindrischen Epithels, das sich nach aufwärts continuirlich in die Lagena und Macula lagenae fortsetzt. Der Isthmus lagenae zeigt fast in der ganzen Circumferenz seines Lumens einen deutlichen Haarbesatz, die Anlage der Corti'schen Membran hört dagegen kurz vor dem Uebergang der Pars basilaris in den Isthmus auf.

Labyrinthkapsel und perilymphatisches Gewebe. Die Labyrinthkapsel ist noch durchaus knorpelig[1]) (Taf. XV, Fig. 80, *Cl*), die Knorpelzellen messen 9 μ : 13 μ bis 20 μ : 40 μ, sie sind zumeist in Gruppen von 3—7 Zellen in einer einzigen Kapsel vereinigt (Taf. XIV, Fig. 72—75). Die Grundsubstanz des Knorpels ist homogen, färbt sich in den älteren Theilen des Knorpels mit Eosin, sonst mit Hämalaun. Die knorpeligen Bogengangröhren (Taf. XIII, Fig. 70, 71) haben gegenüber früheren Stadien an Länge bedeutend zugenommen, so dass jetzt die häutigen Bogengänge fast bis an ihre Sinusenden in eigenen Knorpelröhren gelegen sind. Die knorpeligen Ampullen sind etwas kürzer als die häutigen, ein Verhalten, das besonders an den beiden vorderen Ampullen ausgeprägt erscheint und dazu führt, dass der an den Utriculus unmittelbar angeschlossene Theil der Ampulle noch in das Vestibulum zu liegen kommt (Taf. XV, Fig. 80, *V*, *As*, *U*). Dieses letztere zeigt annähernd definitive Formen, beherbergt jedoch noch einen Theil des Sinus utricularis superior und fast den ganzen Sinus utricularis inferior. Die Bogengangcommissur bietet sich als vollkommen geschlossenes Knorpelrohr dar, dessen obere Wand allerdings ausserordentlich dünn, stellenweise dehiscent ist (Taf. XIV, Fig. 73, *Co, a*). Die Fenestra vestibularis (Taf. XV, Fig. 80, *Fv*, tangential getroffen) repräsentiert sich in Folge der bedeutenden Dicke der regionären Knorpelwand als kurzen Kanal, der an seiner gegen die Paukenhöhle gerichteten Mündungsöffnung durch einen Bindegewebsfaserzug verschlossen ist. Dieser wird durch den angelagerten, soliden, kegelförmigen Steigbügel ein wenig gegen das Vestibulum vorgewölbt.

Die Fenestra basilaris ist annähernd kreisrund, zeigt 250 μ Durchmesser und entspricht gleichfalls einem kurzen Kanal, in dessen tympanales Ostium die Membrana tympani secundaria eingepflanzt ist. Diese besteht aus einer bindegewebigen Faserplatte, an welche sich gegen die Scala tympani lockeres perilymphatisches Gewebe anschliesst. Nach aussen erscheint die Membran gleichfalls von lockerem Bindegewebe gedeckt, in dessen unmittelbarer Nähe der Nervus glossopharyngeus verläuft. Die Membrana tympani secundaria ist 41 μ dick, der Knorpel der Labyrinthkapsel im Bereich des von den Bogengängen gebildeten körperlichen Winkels zellärmer als sonst.

Die Knorpelkapsel der Pars inferior stellt eine cerebralwärts schwach concave Röhre dar (Taf. XV, Fig. 80), die ovalen Querschnitt zeigt. Vom kurzen, inneren Gehörgang ist das Knorpelrohr der Pars basilaris durch eine sanft vorspringende Leiste geschieden, von welcher sich eine Bindegewebsplatte bis an die Nerven erstreckt. In diesem Rohre ist die häutige Pars inferior, das Ganglion basilare mit den regionären Nervenfasern gelegen und daselbst ohne die Stütze besonderer knorpeliger Fortsätze durch Bindegewebe fixirt. Im distalen Theil des Rohres, der nach kleinerem Radius als der übrige gekrümmt ist, ist die Lagena untergebracht (Taf. XVIII, Fig. 89, *Cl*). Diese und der Isthmus sind der peripheren Knorpelwand angelagert, und so kommt es, dass die Lagena rücklaufend dem distalen Theil der Papilla basilaris gegenübergestellt ist (Taf. XVIII, Fig. 89, *Pb*, *L*). Das blinde Ende der Lagena ist in einer flachen Grube der Labyrinthkapsel befestigt, die, im unteren Theile des Knorpelrohres gelegen, durch

1) Die Labyrinthkapsel wird zum grösseren Theil nach aussen von der knöchernen seitlichen Schädelwand gedeckt (Taf. XV, Fig. 80, *Cl*, *Cra*).

eine flache Leiste (Taf. XVIII, Fig. 89, *a*, a_1) vom übrigen Rohrabschnitt getrennt erscheint und in Analogie mit den beiden Grübchen, welche die Vorhofsäcke aufnehmen, als Recessus lagenae bezeichnet werden kann. Die dem inneren Gehörgang entsprechende Oeffnung ist kleiner geworden und zeigt ungefähr 750 μ Lichtungsdurchmesser (Taf. XV, Fig. 80, *Mai*). Das perilymphatische Gewebe lässt deutliche Gruppirung in die 3 Zonen (endostale, intermediäre und subepitheliale Zone) erkennen (Taf. XIII, Fig. 70, 71, *pe*, *pi*, *ps*). Die erste besteht aus geschichtetem Bindegewebe, desgleichen stellt die subepitheliale Zone eine solide Bindegewebsgrundlage der epithelialen Kanäle und Säcke dar. Die intermediäre Zone verhält sich in den einzelnen Labyrinthabschnitten verschieden: an den Bogengängen stellt sie ein grobmaschiges Netzwerk dar, das manchmal grössere, zusammenhängende Hohlräume freilässt. Im Vestibulum ist die Cisterna perilymphatica, die auch an der erwachsenen *Echidna* (siehe unten) erheblich kleiner ist als bei höheren Säugern, fast nach ihrem ganzen Umfang entwickelt. Die Bildung der grösseren perilymphatischen Räume erfolgt dabei unter Verdünnung und Verflüssigung des perilymphatischen Bindegewebes. Festeres Gefüge lässt das perilymphatische Bindegewebe im Bereich der Pars superior nur entlang den Nervenzügen und in der Gegend der Nervenendstellen erkennen. An der Pars inferior findet sich lockeres, weitmaschiges Bindegewebe über der Membrana tympani secundaria, das sich nach aufwärts bis an den Vorhofabschnitt der häutigen Pars basilaris, der ja über der Fenestra basilaris gelegen ist, erstreckt. Sodann ist das Bindegewebe längs dem peripheren Rande der ganzen Pars inferior zu einem soliden Polster verdichtet, mit welchem die epithelialen Wände der häutigen Theile fix verbunden sind und das sich somit zwischen Epithel- und Knorpelwand einschaltet. In dieser Weise erscheinen fixirt die die Macula tragende Wand des Sacculus (Taf. XV, Fig. 78, *su*), der Ductus reuniens, der Vorhofblindsack und (mit ihrer Aussenwand) die Pars basilaris; an dieser letzteren bildet das erwähnte Bindegewebspolster das Ligamentum spirale (Taf. XVIII, Fig. 87, 88, *Lsp*), das bereits Pigmenteinlagerungen erkennen lässt, im Uebrigen aber den charakteristischen histologischen Bau des vollkommen entwickelten Ligamentes noch nicht zeigt. Auch fehlt (siehe oben) die Stria vascularis. Die Cisterna perilymphatica vestibuli setzt sich in die Scala vestibuli (Taf. XVII, Fig. 85, 86, *Sv*) des basalen Rohres fort, die an der Lagena ihr Ende erreicht (Taf. XVII, Fig. 84, *L*, *Sv*). Die Verkleinerung der Scala vestibularis wird sowohl durch die sich distalwärts erweiternde Pars basilaris als auch durch allmähliche Füllung der Scalen mit perilymphatischem Gewebe hervorgerufen. Die Scala tympani ist im unteren Theil der Pars basilaris als langer, zusammenhängender perilymphatischer Hohlraum sichtbar (Taf. XVIII, Fig. 88, *St*), der axialwärts durch das die Faserzüge des Nervus basilaris begleitende Bindegewebe geschlossen erscheint, das für die hier fehlende Lamina spiralis eintritt. Proximalwärts endet die Scala tympani noch vor der Fenestra basilaris.

Während im mittleren Theil nur die periphere Wand der häutigen Pars basilaris durch eine solide Bindegewebslage an die Knorpelwand fixirt wird und die Membrana basilaris vollkommen frei die obere Grenze der Scala tympani bildet, nähert sich im Verlauf gegen den Isthmus die Membrana basilaris immer mehr der Knorpelwand der Pars inferior. Daraus ergiebt sich eine allmähliche Verkleinerung der Scala tympani, und die Scala tympani endet blind dadurch, dass sich von der peripheren Wand unter die Membrana basilaris immer weiter das perilymphatische Gewebspolster erstreckt, bis endlich die ganze Membrana basilaris auf bindegewebiger Grundlage fixirt erscheint (Taf. XVIII, Fig. 89, *I*, Lsp_1). An der Lagena findet sich, entsprechend der Macula lagenae, das solide Bindegewebslager der übrigen Pars inferior fortgesetzt, durch welches im Verein mit den regionären Nervenfaserzügen die Lagena im blinden Ende des Knorpelrohres befestigt wird (Taf. XVIII, Fig. 89, Lsp_2, *L*). Im Uebrigen findet sich an der Lagena eine zarte, endostale und subepitheliale und eine weitmaschige, intermediäre perilymphatische Gewebsschicht (Taf. XVII, Fig. 84, *pe*, *pi*, *ps*, *L*).

Die grösseren perilymphatischen Hohlräume der Vorhofcisterne und der Scalen besitzen keinen färbbaren Inhalt; an den Stellen dichten Maschenwerkes sind die zwischenliegenden Hohlräume von einer röthlichblau gefärbten, homogenen Masse vollkommen oder zum Theil (vielleicht durch Schrumpfung) erfüllt.

Nervus acustico-facialis. Der Nervus acustico-facialis zeigt im inneren Gehörgang 2,2 mm Umfang (Taf. IV, Fig. 27, *NVII/VIII*), der Nervus facialis allein 1,2 mm. Der Nervus acusticus erscheint wie in früheren Stadien aus zwei Abschnitten zusammengesetzt: der Ramus superior resultirt aus der Vereinigung der Nerven für die beiden vorderen Ampullen und den Utriculus (Taf. IV, Fig. 17, *Nua*). Von diesen 3 Aesten vereinigen sich zunächst die beiden Ampullenäste zu einem gemeinsamen Stamm, in welchen noch am vorderen Utriculuscontour der Nervus utriculi eintritt (Taf. IV, Fig. 27, *Nua*). Der Ramus inferior acustici versorgt die hintere Ampulle, die Macula neglecta, den Sacculus, die Pars basilaris und die Lagena mit verhältnissmässig starken, von einander gut isolirbaren Aesten (Taf. IV, Fig. 27, *Nb*, *Nl*). Der Nervus utriculo-ampullaris (Taf. XV, Fig. 80, *Nua*; Taf. XVI, Fig. 81, *Nua*) ist in seinem centripetalen Verlauf von den Nervenendstellen zum grösseren Theil innerhalb des Vestibulum zwischen Knochenwand und Neuroepithel gelegen. Die 3 Aeste, aus welchen er sich zusammensetzt, fliessen erst kurz vor dem Eintritt des Nerven in die Knorpelwand zu einem anatomisch einheitlichen Stamm zusammen. Der Nervus ampullaris inferior verläuft gleichfalls zum grösseren Theile innerhalb des Vestibulum, der Knorpelwand angelagert. Er nimmt das von der Macula neglecta kommende Aestchen (Taf. XVI, Fig. 81, *Nn*) auf und gelangt durch einen kurzen, durch den Knorpel verlaufenden Kanal zum Ganglion vestibulare. Das Ganglion vestibulare stellt eine aus zwei Abschnitten (Ganglion vestibulare superius und inferius) zusammengesetzte, ovoide Ganglionmasse dar, deren Nervenzellen 11 μ : 13 μ bis 13 μ : 19 μ messen. In das Ganglion mündet der Nervus utriculo-ampullaris und ohne vorherige Vereinigung der Nervus saccularis und Nervus ampullaris inferior mit dem Nervus maculae neglectae. Das Ganglion reicht ziemlich weit nach hinten und unten und ist im Grunde des kurzen inneren Gehörganges gelegen.

Die Zellen des Ganglion basilare, das sich der häutigen Pars basilaris entlang erstreckt, messen durchschbnittlich 9 μ : 11 μ und variiren sehr wenig in ihrer Grösse. In dieses Ganglion treten die von der peripheren Nervenendstelle kommenden Basilarfasern ein. Die centralen Fortsätze der bipolaren Ganglienzellen formiren lange Faserbündel, die im perilymphatischen Gewebe suspendirt verlaufen und centralwärts in den Nervus octavus einstrahlen.

Der Nervus facialis liegt der oberen und äusseren Wand des Nervus acusticus an: in seinem peripheren Verlauf schliesst er sich zunächst dem Nervus utriculo-ampullaris an, den er erst kurz vor der Teilung dieses Nerven in seine 3 Aeste verlässt. Der Nervus facialis zieht sodann durch den Knorpel nach aussen hinten, endlich nach abwärts, und verlässt das Petrosum an dessen unterer Fläche (Taf. XV, Fig. 80, *NVII*). Das Ganglion geniculi ist verhältnissmässig klein und aus durchschnittlich 21 μ : 27 μ grossen Ganglienzellen mit bläschenförmigen, hellgefärbten Kernen, deutlich sichtbaren Kernkörperchen und Kerngerüst zusammengesetzt. Hierin unterscheiden sich abgesehen von der Grösse die Nervenzellen des Knieganglion von denjenigen des Ganglion acusticum, die stark tingirte, kugelige Kerne aufweisen. Das Ganglion geniculi ist an der unteren und inneren Fläche des Nervus facialis kurz vor dessen Eintritt in seinen Knorpelkanal gelegen und steht mit dem oberen Theil des Vestibularganglion durch einen Ganglienzellstreifen, in welchem nach dem Ganglion vestibulare hin die Zellen allmählich an Grösse abnehmen und die Intensität der Kernfärbung zunimmt, in Verbindung. Am Knieganglion erfährt nur etwa der vierte Theil der Facialisfasern eine Unterbrechung, der übrige Stamm zieht an der lateralen Seite des Ganglion an diesem vorüber.

Das Ganglion basilare ist vom Vestibularganglion bereits vollkommen getrennt, es reicht proximalwärts bis nahe an das Vorhofende der Pars basilaris, distalwärts bis an den Isthmus. Es liegt hier

in perilymphatisches Gewebe eingebettet, nach innen (axial) und unter der Membrana basilaris. Der distalste Abschnitt des Ganglion basilare ist vom übrigen Ganglion isoliert. In diesen Ganglienabschnitt, der als Ganglion lagenae bezeichnet werden kann, strahlen die von der Macula lagenae kommenden Fasern ein, er liegt 280 μ unter und hinter seiner Macula. Das Ganglion lagenae besteht nicht aus einer dicht geschlossenen Ganglienzellmasse, die Ganglienzellen sind vielmehr locker oder in Haufen angeordnet. Mit dem Ganglion basilare hängt das Ganglion lagenae nicht zusammen, die Trennungszone ist an der axialen Seite des Isthmus gelegen. Die Zellgrösse im Ganglion lagenae beträgt durchschnittlich 13 μ : 16 μ. Centralwärts vereinigen sich die Lagenafasern (Taf. XXVII, VIII, Fig. 84, 89, *Nl*) mit den Fasern der Pars basilaris und dieser Nervenast strahlt sodann als Ramus inferior acustici in den Acusticus ein, der jenseits von dem am meisten gegen das Centrum vorgeschobenen Ganglienapparat, dem Ganglion vestibulare, in Vereinigung mit dem Facialis einen anatomisch einheitlichen, spulrunden Stamm darstellt. Zwischen Acusticus und Facialis können zarte, lange Faserzüge nachgewiesen werden, die bald dem Acusticus-, bald dem Facialisabschnitt enger angeschlossen, sich vom centralen Ende dieser Nerven bis an das Ganglion geniculi oder vestibulare verfolgen lassen und dem Fasersystem des Nervus intermedius entsprechen. Die Nervenfaserdicke beträgt am Facialis, der fast durchaus aus Fasern gleichen Kalibers zusammengesetzt erscheint, etwa 6 μ, am Nervus basilaris 2 μ. Die Vestibularfasern variiren in ihrer Dicke um 4 μ.

Junge Echidna ac. von 42 mm Kopflänge.

Das Bogengangepithel (Taf. XIX, Fig. 91, 92) ist an der Concavität der Bogengänge an den meisten Stellen 8 μ (Taf. XIX, Fig. 91, 92, *a*) hoch und cubisch, an den übrigen Wandtheilen 3—4 μ hoch und platt. In den Ampullen steigt das Wandepithel in der Nähe der Cristae ampullares (Taf. XXIII, Fig. 107) auf 13 μ Höhe an, wird cylindrisch und lässt einen stark lichtbrechenden, gegen das Lumen gerichteten Rand erkennen, an manchen Stellen erscheint dieser Rand nicht linear, sondern weist entsprechend jeder einzelnen Zelle einen gegen das Lumen convex vorspringenden Buckel auf. Es sei hier bemerkt, dass dieser stark lichtbrechende Rand oder Saum an den rein epithelialen Stellen der Bogengänge sowohl als der Ampullen fehlt. Das Nervenepithel der Ampullen (Taf. XXIII, Fig. 107, *Cal*) ist 35 μ hoch. Ein stark lichtbrechender Lumenrandsaum lässt entsprechend den durch ihn gesteckten Haarfortsätzen eine einer Zähnung vergleichbare Zeichnung erkennen (s. auch Taf. XV, Fig. 79). Im übrigen zeigt das Neuroepithel den von früheren Stadien her bekannten Bau: Die Stützzellen durchsetzen die ganze Neuroepitheldicke, ihre Kerne formiren eine dicht gestellte basale, aus spindelförmigen oder ovoiden, stark tingirten Kernen bestehende Reihe; die Haarzellen zeigen Tonnenform, sind alle dem Lumenrande des Epithels angelagert, erstrecken sich jedoch nur etwa durch $^{3}/_{5}$ der Epitheldicke basalwärts. Die Kerne der Haarzellen bilden im verticalen Querschnitte der Cristae eine über der erstgenannten gelegene Kernreihe, deren Kerne minder zahlreich, bläschenförmig und hell gefärbt erscheinen (Taf. XXIII, Fig. 107, *Cal*). Auch die Protoplasmakörper der Haarzellen bieten sich zumeist heller tingirt als die der Stützzellen. Die Haarzellen sind mit Haarfortsätzen versehen, die an ihrer Basis Kegelform zeigen, und nach dem histologischen Bild, das sich an einzelnen Regionen ergiebt, wäre man auch geneigt anzunehmen, dass die Haarfortsätze an ihrer Basis an einer Fussplatte inseriren. Die Haarfortsätze messen an ihrer Basis 2—3 μ Durchmesser und laufen in einer durchschnittlichen Totallänge von 13 μ spitz zu. Sie sind von einer aus feinen Körnchen zusammengesetzten, blauroth gefärbten Zone überlagert, an welche sich die typisch geformte und tingirte Cupula anschliesst. Die Cupula lässt unter starker Vergrösserung deutliche Streifung erkennen. Die Haarfortsätze

convergiren nach der Mittelebene der Crista. Jeder Haarfortsatz erscheint unter Oelimmersion (Zeiss-Apertur 1,4) aus einer Anzahl (6—15) Primitivhaaren zusammengesetzt, die am freien Haarende nicht selten pinselartig auseinanderweichen. An umschriebenen Stellen finden sich im Neuroepithel der Cristae ampullares sogenannte Neuroepithellücken, die bereits bei Echidna (s. o.) an jüngeren Stadien und auch bei höheren Säugern und beim Menschen von mir beobachtet und beschrieben worden sind. An diesen Stellen besteht das Sinnesepithel nur aus Stützzellen, die Haarzellen fehlen daselbst gänzlich. An manchen Stellen erscheinen dagegen wieder die basalen Stützzellkörper auseinandergewichen, woraus sich an der Epithelbasis mehr weniger spaltartige Räume ergeben, die im gefärbten Schnittpräparate ungefärbt bleiben, und über welche hin sich die Haarzellen in der gewöhnlichen Anordnung erstrecken.

An dem der Concavität der Bogengänge entsprechenden Wandtheil der Ampullen sind deutliche Raphen in Form eines umschriebenen Streifens von cubischem Epithel in unmittelbarer Umgebung von Plattenepithel vorhanden (Taf. XXII, Fig. 107, *R*). Die membranösen Bogengänge zeigen einen Durchmesser von 270 μ, die Ampullen messen 900 : 750 μ Axenlänge.

Die Macula utriculi (Taf. XX, Fig. 97, *Mu*) misst im antero-posterioren Durchmesser 2,25 mm und besteht aus 27 μ hohem Neuroepithel, dessen Lumenfläche nach auf- und rückwärts gerichtet erscheint. In der Reconstruction ergiebt sich annähernd rundliche Gestalt der Neuroepithelstelle. Dieselbe zeigt sich grösstentheils flach, nur im vorderen, lateralen Theil erscheint der Rand ein wenig nach aufwärts umgebogen. Das Neuroepithel bietet den typischen Bau. Ueber den kegelförmigen Haarfortsätzen findet sich eine Statolithenmembran (Taf. XX, Fig. 97, *Mu*), welcher mit Eosin roth gefärbte Statolithen angelagert sind. Das Wandepithel des Utriculus (Taf. XIX, Fig. 93) ist platt und 2—4 μ hoch. In der epithelialen Vorderwand des Sinus utricularis inferior ist die Macula neglecta ampullaris zu finden (Taf. XIX, Fig. 94a, *Mn*). Sie ist unweit der hinteren Ampulle gelegen, ihre Lumenfläche nach hinten und oben gerichtet. Im sagittalen (Längs)schnitte zeigt sie eine Ausdehnung von 180 μ, in mediolateraler Richtung 250 μ. Das Neuroepithel der Macula neglecta ampullaris stimmt im Bau mit dem der Cristae ampullares überein und formirt einen bis auf 34 μ ansteigenden Neuroepithelhügel, der distinct geordnete Sinneszellen mit Haarbesatz und Stützzellen erkennen lässt (Taf. XIX, Fig. 94a, *Mn*). Die Haarenden erstrecken sich zum grösseren Theil frei in das Lumen, nur manche zeigen eine krümelige eosinrothe Auflagerung, deren histologische Natur nicht exact erkannt werden kann. Rundum fällt das Neuroepithel der Macula neglecta rasch auf ein 4—6 μ hohes Plattenepithel ab, durch welches die Macula neglecta gegen die benachbarten Nervenendstellen (Macula utriculi, Crista ampullaris inferior) vollkommen isolirt erscheint. Die Macula neglecta wird von einem Nerven versorgt, der unweit von seiner Nervenendstelle in den Nervus ampullaris inferior einstrahlt (Taf. XIX, Fig. 94a, *Nn*, *Mn*, *Nai*).

Der Ductus endolymphaticus zeigt ein 3—4 μ hohes, plattes Wandepithel mit scheibenförmigen Kernen, ist von einer zarten perilymphatischen, an manchen Stellen nur einschichtigen Gewebszone an seiner Aussenseite umgeben und wird von zahlreichen Blutgefässen begleitet. Der Ductus endolymphaticus weist einen krümeligen, zart roth gefärbten Inhalt (Detritus?) auf. Die Wand des Saccus endolymphaticus zeigt Faltung mit zotten- und leistenartigen Erhebungen, an welchen sich nur die cubische (7 μ) Epithelwand betheiligt, während das subepitheliale Bindegewebe an der Zottenbildung nicht theilnimmt. Das Wandepithel des Saccus endolymphaticus ist in den übrigen Partien 3—4 μ hoch und platt. Der Canalis utriculo-saccularis besitzt cubisches Wandepithel von 7 μ Höhe. Im Mündungsgebiet des Ductus endolymphaticus in den Sacculus erhebt sich das Epithel bis auf 10 μ Höhe. Der Sacculus hat die Form einer rundlichen, ein wenig abgeflachten Blase (Taf. XX,

Fig. 97, 98, 99, *S*) von 1,2 mm Flächendurchmesser und 0,41 mm Tiefe. Der Processus utricularis sacculi ist 0,25 mm lang und erstreckt sich gegen die Unterfläche des Utriculus, ohne mit ihr im Uebrigen in nähere Beziehung zu treten; nach aufwärts und hinten verengt sich der Sacculus trichterförmig und geht (bei 4 μ hohem Plattenepithel) in einen Kanal (Taf. XX, Fig. 98, 99, *b*) über, der zunächst 108 μ äusseren Durchmesser zeigt (Taf. XX, Fig. 96, *S*, *De*) und unter allmählicher Verdünnung sich mit dem Ductus endolymphaticus vereinigt (Taf. XX, Fig. 98, 99, *De*). Nach vorne, unten und lateralwärts erscheint der Sacculus in den Ductus reuniens ausgezogen (Taf. XX, Fig. 98, 99, *Dr*). Die freie Sacculuswand besteht aus zwei einfachen Zelllagen, die in ihrer Summe 4 μ Dicke zeigen (Taf. XX, Fig. 98, 99, *f*): einer äusseren Bindegewebszone und einem lumenwärts gerichteten einfachen Plattenepithel. Stellenweise ragen die Zellkerne über das Niveau der häutigen Wand vor. An den Seitenwänden des Sacculus erhebt sich das Wandepithel auf 9—11 μ Hohe.

Die Macula sacculi (Taf. XIX, Fig. 95, *Ms*) ist rundlich, zeigt 0,9 mm Durchmesser, ist mit ihrer Lumenfläche nach vorn und etwas nach abwärts gerichtet, zum grössten Theil flach, nur am oberen Antheil nach vorn und abwärts umgekrempt. Das Neuroepithel der Macula sacculi (Taf. XIX, Fig. 94) ist 32 μ hoch, zeigt den typischen Bau eines Neuroepithels, schönen Haarbesatz, über den Haaren eine 16 μ dicke, mit Eosin roth gefärbte Statolithenmembran und darüber gelegene, blauroth gefärbte, in ihren Axen 2—6 μ messende Statolithen. Die Haarfortsätze convergiren nach dem Centrum der Macula. In der directen Umgebung der Macula sacculi findet sich Cylinderepithel, das unter allmählicher Abflachung in das niedrige Wandepithel der Umgebung übergeht. In der Macula sacculi ergeben sich wie in der Macula utriculi (s. oben) Gewebsstellen, an welchen das Epithel nur aus Stützzellen besteht und grübchenförmig eingesunken ist (Taf. XXI, Fig. 100a, *Ms*). Hierdurch entsteht ein Bild, das am ehesten mit der Embryonalanlage einer schlauchförmigen Drüse verglichen werden kann. Die Stützzellen messen an dieser Stelle 13—15 μ Länge, zeigen spindelförmige, basal gelegene, stark gefärbte Kerne und sind pallisadenförmig angeordnet.

Der Ductus reuniens (Taf. XX, Fig. 98, 99, *Dr*) ist 0,7 mm lang, zeigt 0,1 mm äusseren Durchmesser, seine Wand besteht zum grössten Theil wie die laterale Sacculuswand aus einem niedrigen, einfachen Plattenepithel und einer einschichtigen subepithelialen Bindegewebszone, die ja einheitlich alle häutigen Vorhoftheile gegen die Cisterna perilymphatica hin deckt. An seiner der Knochenwand zugekehrten Fläche zeigt er dagegen einen 190 μ langen, etwa 120 μ breiten cubischen Epithelstreifen von 8 μ Zellhöhe (Taf. XX, Fig. 98, 99, a). Nach abwärts findet sich in der Umgebung des Streifens 4 μ hohes Plattenepithel, nach aufwärts setzt er sich in das Cylinderepithel, von welchem die Macula sacculi umrandet ist, fort (Taf. XX, Fig. 98, *Ms*, *a*, *b*).

Der Vorhofblindsack ist an den Ductus reuniens seitlich angeschlossen. Er bildet das blind geschlossene Vorhofende der Pars basilaris (Taf. XXII, Fig. 102, *Pb*, *Cv*) und zeigt rundlichen Querschnitt. Seine axiale (der Membrana vestibularis des Basilarkanales entsprechende) Wand (Taf. XII, Fig. 102, *f*) sowie der grössere Theil seiner peripheren Wand sind frei und bestehen aus einer doppelten Zellschichte: einem Plattenepithel, das aussen von einer zarten Bindegewebslage umgeben ist. Die Wand zeigt 6—8 μ Dicke. Die basale Wand des Blindsackes (Taf. XXII, Fig. 102, *b*) ruht auf einem perilymphatischen Gewebspolster (Taf. XXII, Fig. 102, *p*), welches zugleich das Vorhofende des Ligamentum basilare (spirale) repräsentirt, axial ist ein sanft vorspringender Hügel als Ausläufer der Crista spiralis nachweisbar. Das Epithel ist an der basilaren Wand des Vorhofblindsackes 6—8 μ hoch (Taf. XXII, Fig. 102, *b*) und entspricht dem Epithel des peripheren Theiles der Membrana basilaris und dem des Sulcus spiralis externus. Der Vorhofblindsack misst in seinem grössten Querschnitt 230 μ horizontalen, 170 μ

verticalen Durchmesser. Sein blindes Ende erstreckt sich gegen die hintere Ampulle, von welcher es 920 μ weit entfernt ist; eine Nervenendstelle ist an ihm nicht nachweisbar. Unter dem basalen Gewebspolster des Blindsackes ist das blinde Endstück der Scala tympani im Schnitt getroffen (Taf. XX, Fig. 97, *Pv + Cv, St*), die in diesem Stadium fast ebenso weit vorhofwärts reicht, als der Blindsack selbst, ein Verhalten, in welchem sich die *Echidna* von den höheren Säugern, bei welchen der ganze Blindsack auf dem Vorhofboden ruht und die Scala tympani mit der Papilla basilaris cochleae schwindet, unterscheidet.

Der Basilarkanal zeigt in seinem mittleren Bezirk, in welchem er in der Sagittalserie senkrecht zu seinem Längsverlauf getroffen ist, im Querschnitt Dreieckform mit einem spitzen axialen, einem rechten oberen und einem stumpfen Winkel zwischen peripherer und basilarer Wand (Taf. XXII, Fig. 103 *α, β, Sspe*).

Die Membrana vestibularis (Taf. XXII, Fig. 103, *Mv*) besteht aus 8 μ hohem Plattenepithel, das gegen die Scala vestibularis von einer 2—3-fachen glatten Bindegewebslage gedeckt ist. An der peripheren Epithelwand findet sich im Bereich der Stria vascularis der höheren Säuger 20 μ hohes cylindrisches Epithel (Taf. XXII, Fig. 103, *Stv*). Weiterhin gegen die Membrana basilaris entspricht dem Epithel des Sulcus spiralis externus 12 μ hohes cylindrisches Epithel (Taf. XXII, Fig. 103, *Sspe*).

Die Membrana basilaris (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Mb*) besteht aus einer 4 μ dicken mit Eosin roth gefärbten, bindegewebigen Grundlage, die zarte radiäre Streifen erkennen lässt. Unter ihr findet sich als Grenzlage gegen die Scala tympani die kern- und zellreiche tympanale Belegsschicht (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Ty*), über ihr das Neuroepithel der Pars basilaris (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Pb*). Dieses letztere repräsentirt sich im Radialschnitt als 200 μ breiter und 40 μ hoher Epithelstreifen. An seinen Rändern besteht der Streifen anscheinend nur aus Stützzellen (Taf. XXII, Fig. 103 *Sspi, Ah*), die palissadenförmig angeordnet sind und spindelförmige, basal gelegene Kerne besitzen. Dieses Epithel geht nach aussen in das Epithel des Sulcus spiralis externus (s. oben) über. Axialwärts erstreckt es sich, den Sulcus spiralis internus nahezu vollkommen erfüllend, bis an den Giebel der Crista spiralis (Taf. XXII, Fig. 103, *Crs*). Im mittleren Theil des Epithelstreifens findet sich eine zarte in mittlerer Höhe gelegene Kernreihe, die den Härchenzellen angehört. Ungefähr in der Mitte des Neuroepithelstreifens findet sich in Form zweier säulenförmiger Zellreihen die Anlage der beiden cortischen Pfeiler, die an den einander zugewendeten Flächen an ihrer Basis je einen Kern enthalten (Bodenzelle) (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *C, C*). Die Haarzellen sind derart gelagert, dass im Radialschnitt axial von den Zellen zumeist eine einzige Zellreihe, peripher von den cortischen Pfeilern 3—4 Haarzellreihen zu liegen kommen (Taf. XXII, Fig. 103, 104). Die Haarfortsätze der Haarzellen sind distinct gestellt und entsprechend der Anzahl und Stellung der Haarzellen nachweisbar, sie erstrecken sich kegelförmig zugespitzt gegen die Corti'sche Membran und zeigen sich unter starker Vergrösserung aus einer Anzahl (5—10) stark lichtbrechender Primitivfasern zusammengesetzt, von welchen die axiale die längste ist und die nach der Peripherie an Länge abnehmen. Aus diesem Verhalten der Primitivfasern folgt die Kegelform des ganzen Haarfortsatzes. Am Lumenrand finden sich die Zellen von einem linearen stark lichtbrechenden Saum gedeckt, durch welchen die Hörhärchen gleichsam durchgesteckt erscheinen.

Die Crista spiralis erscheint deutlich aus 2 Theilen zusammengesetzt, einem grossen bindegewebigen Abschnitt, der aus einer homogenen oder feinfaserigen Grundsubstanz und zahlreichen spindelförmigen Bindegewebszellen besteht (eine kernlose Zone, wie sie an den höheren Säugern gefunden wird, fehlt der Echidna) und einem cubischen Deckepithel, welches die Crista an ihrer dem endolymphatischen Raum zugewendeten Fläche bekleidet und sich axialwärts in das Epithel der Membrana vestibularis fortsetzt (Taf. XXII, Fig. 103, *Crs*).

Das Labium tympanicum ist überall entwickelt, das Labium vestibulare jedoch an der Crista spiralis des distalen Theiles des Basilarkanales noch nicht vorhanden (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Crs, Lt, Lv*).

Dem Epithel der Crista spiralis ist die cortische Membran (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Mc*) angelagert, die zarte Streifung (Lamellirung) zeigt, sich bis in den axialen Winkel der Pars basilaris fortsetzt und peripherwärts bis an die äusseren Haarzellen heranreicht. Die CORTI'sche Membran steht am Präparat mit den Haarfortsätzen in keiner continuirlichen Verbindung.

Das Ligamentum spirale (Taf. XX, Fig. 96, *Lspi*; Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Lsp*) stimmt in seinem Bau mit dem bindegewebigen Theil der Crista spiralis überein. Die Zellen sind besonders im peripheren Theil des Ligamentum verdichtet und auch knapp unter dem Deckepithel des endolymphatischen Kanals zu einer soliden Zone angeordnet, ohne dass daselbst besonderer Gefässreichthum constatirbar wäre; die glashelle Zone fehlt. Axialwärts verbreitert sich die Crista spiralis zu einem ähnlich dem Ligamentum spirale ausgespannten Band (Taf. XXII, Fig. 103, 104, Lsp_1), in welches der Nervus basilaris und das Ganglion basilare aufgenommen ist. Die Spirallamellen sind auch in der Anlage nicht vorhanden.

Am Uebergang in das Vorhofende des Basilarkanals bezw. in den Vorhofblindsack verstreicht der Sulcus spiralis externus. Der endolymphatische Kanal wird kleiner und nimmt im Querschnitt mehr und mehr ovale Form an unter Verstreichen der 3 von seinen Wänden eingeschlossenen Winkel. Das Ligamentum spirale schiebt sich von der peripheren Wand des Basilarkanals immer mehr unter die Membrana basilaris und fliesst schliesslich mit dem bindegewebigen Abschnitt der Crista spiralis zu einem breiten Bindegewebspolster, auf welchem nun die Basilarmembran ruht, zusammen. In diesem Abschnitt fehlt die tympanische Belegschicht vollkommen. Die Crista spiralis verstreicht, in der Papilla spiralis tritt im Verlauf gegen die Mündungsstelle des Ductus reuniens zunächst Schwund der Haarzellen und Pfeiler ein; etwas weiter vorhofwärts sind die Stützzellen der Papillen, d. h. die HENSEN'schen Zellen, sowie die Zellen des Sulcus spiralis internus et externus fortgesetzt. Am Uebergang in den Vorhofblindsack verschwinden auch diese Zellen, an welche sich sodann das im Vorhofblindsack beschriebene Wandepithel anschliesst. Zwischen dieses und das Bindegewebspolster ist eine schmale hyaline Zone eingeschoben (Taf. XXII, Fig. 102 *a*).

Distalwärts wird das Bindegewebsmaschenwerk, welches an Stelle der Lamina spiralis ossea vorhanden ist, umfangreicher, die Scalen in Folge dessen kleiner. Gegen den Isthmus hin nimmt der Basilarkanal unter rascher Grössenabnahme der Scala tympani allmählich ovalen bis kreisrunden Querschnitt an (Taf. XXII, Fig. 104). Am Uebergang in den Isthmus findet sich in der Region der im übrigen fehlenden Stria vascularis[1]) hohes Cylinderepithel. An der Crista spiralis schwindet zunächst das Labium tympanicum, die Crista nimmt sodann im Querschnitt einfache Hügelform an und verstreicht allmählich vollständig. Die Papilla basilaris verflacht unter den gleichen histologischen Veränderungen wie am Vorhofende des Kanals.

Am Isthmus selbst erscheint die Scala tympani bereits vollkommen durch Bindegewebe geschlossen (Taf. XXI, XXIII, Fig. 101, 105, *a*). Der membranöse Kanal ist in 3 Viertheilen seiner Circumferenz von einer breiten Bindegewebszone umgeben und an die nachbarliche Knochenwand fixirt. Der ganze Kanal ist von cylindrischem Epithel bekleidet, das in der Gegend der früheren Membrana basilaris etwas höher ist als in der Umgebung, jedoch weder Pfeiler- noch Haarzellen mehr erkennen lässt. Die CORTI'sche Membran ist auch in diesen Regionen als mit Eosin roth tingirter Streifen, der sich längs der ganzen Basilarwand centroperipheriewärts erstreckt, gut sichtbar. Endlich verschwindet auch die CORTI'sche Membran und erscheint der stark verengte kreisrunde Kanal in dem oberen inneren Theil seiner Wand von Plattenepithel, sonst von einreihigem cubischen bis cylindrischen Epithel bekleidet (Taf. XXIII, Fig. 105, *I*).

Dieses Stück des Isthmus geht unter Erweiterung in die bläschenförmige, blind endende Lagena über (Taf. XXIII, Fig. 105, *L*). Die Lagena ist im grösseren Theil ihrer Circumferenz durch ein mehr oder

1) Die Cylinderzellen der Aussenwand der Pars basilaris zeigen im Bereich der späteren Stria vascularis protoplasmatische, in das Lumen vorragende kurze Fortsätze, die den Haarfortsätzen der Haarzellen ähnlich erscheinen.

minder lockeres Bindegewebslager, das aus der Fortsetzung des Ligamentum spirale vom Isthmus auf die Lagena hervorgegangen ist, an die Kapselwand geheftet. Die membranöse Wand besteht aus einem 4—8 μ hohen, cubischen Epithel, einer schmalen darunter gelegenen homogenen Zone, an welche sich sodann nach aussen das perilymphatische Bindegewebe anschliesst. Die obere hintere Wand der Lagena trägt die Nervenendstelle, Macula lagenae, die im Bau vollständig mit den Nervenendstellen der beiden Säcke übereinstimmt (Taf. XXIII, Fig. 105, 106, *Ml*). Ein ziemlich starker Nervenast, in welchen ein Ganglion eingeschoben ist, versorgt diese Nervenendstelle (Taf. XXIII, Fig. 105, 106, *Nl*).

Die Ganglienzellen messen hier durchschnittlich 24 : 20 μ gegenüber 12 : 10 μ im übrigen Ganglion basilare. Das distale Ende der Lagena ist durchaus von lockerem Bindegewebe umgeben und an die nachbarliche Kapselwand fixirt.

Nervus acustico-facialis und Ganglienapparat. Die Zellen des Ganglion basilare (Taf. XXII, Fig. 103, 104 *Gb*) messen durchschnittlich 12 : 10 μ, die der beiden Vestibularganglien 22 : 28 μ. In beiden Ganglien variiren die Nervenzellen an Grösse, am Vestibularganglion mehr als am Basilarganglion. Bedeutende Grössenschwankungen zeigen auch die Zellen des Ganglion geniculi, die von 20 : 25 μ bis auf 30 : 35 μ Grösse gefunden werden. Die Faserdicke des Nervus acusticus beträgt durchschnittlich 1—2 μ, die Fasern des Nervus facialis erscheinen ein wenig dicker.

Die Zellen des Ganglion basilare sind dichter gelagert als die der beiden Vestibularganglien, welche unter einander durch eine Ganglienzellbrücke zusammenhängen, an manchen Schnitten jedoch als einheitliche Masse erscheinen. Die Vestibularganglien selbst sind reichlich von Nervenfasern durchzogen, so dass die Zellhaufen an manchen Stellen förmlich zerklüftet erscheinen. Einheitlich aufgefasst erscheint das obere Vestibularganglion grösser als das untere.

Die Nerven der beiden vorderen Ampullen vereinigen sich unweit von den Ampullen miteinander. Proximal davon tritt der Nervus utriculi zu ihnen, und aus der Vereinigung der 3 Aeste geht der Nervus utriculo-ampullaris hervor, der als anatomisch einheitlicher Ast in das obere Vestibularganglion übergeht. Relativ bedeutende Selbständigkeit besitzt der Nerv der unteren Ampulle (Taf. XIX, Fig. 94a, *Nai*, *Nn*): er verläuft von der Crista ampullaris inferior zunächst innerhalb der Labyrinthkapsel, der Kapselwand angelagert, und tritt sodann in einen eigenen Knochen- und Knorpelkanal ein, welchen durchziehend er in den inneren Gehörgang gelangt. In diesen Nerven mündet unweit seines Eintrittes in den Knochenkanal das von der Macula neglecta kommende Aestchen.

Der Nervus sacculi, der in kleine Bündel gespalten, sich von der Macula sacculi gegen die Kapselwand begiebt, durchzieht diese in Form eines soliden Nervenbündels auf dem Wege eines kurzen Kanals, ihm parallel verläuft ein feiner, vom unteren Theil der Macula sacculi kommender Ast, der ihm parallel centralwärts zieht und sich noch vor dem Eintritt in den inneren Gehörgang mit dem Nervus sacculi vereinigt. Der Nervenast der unteren Ampulle mündet in das untere Vestibularganglion, das weiter nach hinten reicht als das obere und mit zarten Faserzügen auch mit dem Ganglion basilare in continuirlicher Verbindung steht. Höher oben, am Uebergang des unteren in das obere Vestibularganglion tritt der Nervus sacculi in das Ganglion vestibulare inferius ein. Das Ganglion vestibulare superius erscheint durch einen Nervenfaserstrang mit dem Nervus facialis bezw. dem Knieganglion verbunden. Auch dem Nervus intermedius entsprechende Nervenstämmchen sind nachweisbar, die vom centralen Theil sich abspalten und verschieden weit isolirt verfolgbar sind. Manche dieser feinen Aeste gehen bald wieder in den Acusticus über, andere zeigen vorübergehend anatomische Vereinigung mit dem Nervus facialis. Die längsten der Aeste reichen in der Form isolirter Faserzüge bis an die Knieganglienzellen und strahlen dann zum Theil in das obere Vestibularganglion, zum Theil in den Nervus facialis oder in das Knieganglion

ein. Centralwärts vereinigen sich, wie oben erwähnt, die beiden Vestibularganglien zu einer einheitlichen Ganglienmasse, aus welcher in der Richtung gegen den Hirnstamm ein kurzer, im Querschnitt rundlicher Nervenstamm, die Radix vestibularis n. acustici, hervorgeht. Dem vorderen Contour dieses Nerven angelagert und zugleich medial von demselben findet sich die Radix cochleae (basilaris); über beide zieht der Nervus facialis hinweg und in einer von allen 3 genannten Nervenästen eingeschlossenen Furche verlaufen die dem Nervus intermedius entsprechenden Aestchen. Im weiteren centripetalen Verlauf vereinigt sich sodann die Radix vestibularis mit der Radix cochleae zu einem Stamm. Einige den Nervus intermedius repräsentirende Aestchen sind hingegen isolirt so weit centralwärts zu verfolgen, als überhaupt am vorliegenden Präparat der Nerv erhalten ist.

Reichliche Anastomosen bestehen zwischen dem Nervus basilaris (und zwar vor allem seiner Vestibularportion), und dem betreffenden Theil seines Ganglion (s. o.) mit dem Ganglion vestibulare inferius und dem aus ihm hervorgehenden centralen Faserzug.

Der Nervus lagenae (Taf. XXIII, Fig. 105, 106, *Nl*), der, von seiner Nervenendstelle kommend, nach aussen und hinten umbiegt, strahlt in einen zum Ganglion basilare gehörigen Ganglienabschnitt ein, dessen Zellen grösser sind als die des Ganglion basilare und in Bau und Lage mit den Ganglienzellen der beiden Vestibularganglien übereinstimmen. Im Verlauf von der Nervenendstelle bis zum Ganglion zeigt der genannte Nerv vollkommene anatomische Selbständigkeit. Centralwärts vom Ganglion vereinigt er sich mit dem Nervus basilaris, der dem Nervus lagenae angehörende Abschnitt selbst hängt durch reichliche Faserzüge mit dem distalen Ende des Ganglion basilare zusammen, liegt aber von seiner Nervenendstelle weiter entfernt als das Ganglion basilare von der seinen.

Das Ganglion geniculi ist weit peripherwärts vorgeschoben und ist in der Region gelegen, in welcher der knorpelige (knöcherne) Facialiskanal nicht mehr vollständig geschlossen erscheint; das Ganglion zeigt Spindelform. Nur ein Theil der Fasern des Nervus facialis tritt in das Ganglion selbst ein, während ungefähr zwei Drittel der Facialisfasern lateral und vor dem Ganglion über dasselbe hinwegziehen; centralwärts verschmälert sich das Ganglion allmählich und setzt sich in Form eines kurzen, schmalen Ganglionzellstreifens gegen das Ganglion vestibulare hin fort, mit welchem es jedoch nur durch Fasern, nicht durch einen continuirlichen Ganglienzellzug zusammenhängt. Der Nervus facialis selbst scheint im inneren Gehörgang mit dem Nervus octavus vereinigt, dessen lateraler und oberer Fläche er angelagert ist. Im histologischen Bild ist er durch seine ein wenig dickeren Fasern (s. o.) gegenüber den Octavusfasern als Stamm isolirbar. In der Tiefe des Gehörganges lenkt er vom Acusticus ab und tritt in einen isolirten Kanal ein, der zunächst durch Knochen bezw. Knorpel allseitig geschlossen erscheint, distalwärts jedoch nur einer knorpeligen bezw. knöchernen Rinne entspricht, die nach aussen durch einen dicken Faserzug vom Bindegewebe geschlossen ist.

Labyrinthkapsel und perilymphatisches Gewebe. Die Labyrinthkapsel ist an ihrer Innen-(Lumen-)fläche fast überall in dünner Schicht verknöchert, so dass in dieser Altersstufe mit Recht von einem selbständigen Knochenlabyrinth gesprochen werden kann. In der directen Umgebung dieser dünnen Knochenlamelle findet sich noch überall Knorpel, in der weiteren Umgebung des Petrosum ist an einzelnen Stellen die Knochenbildung bereits vollendet, an anderen im Gange. Die knöchernen Bogengänge (Taf. XIX, Fig. 91, 92) zeigen sich 2—4mal so weit als die membranösen Kanäle und etwas kürzer als diese. Die knöchernen Ampullen sind schärfer begrenzt als vorher; vor allem sind auch vorhofwärts scharfe Grenzen gegeben; dabei wiederholen die knöchernen Ampullen ungefähr die Form der häutigen, sind jedoch etwa doppelt so gross als diese (Taf. XXIII, Fig. 107). Der knöcherne Bogengang geht in der Weise in die Ampulle über, dass nur die centrale Wand des Kanals sich zur Ampulle ausbaucht, während die periphere

Wand in ungeänderter Richtung weiterzieht. Die Crista vestibuli (Taf. XIX, XX, Fig. 95, 97, *Ctv*), der Recessus ellipticus und sphaericus sind deutlich ausgeprägt.

Die solide Stapesanlage (Taf. XX, Fig. 96, *Sta*) ist gegen das Vestibulum nicht vorgeschoben und gegen das perilymphatische Lumen hin von einer breiten endostalen Gewebsschicht überzogen, die sich in die endostale perilymphatische Zone des Vestibulum fortsetzt. Das basilare Fenster ist durch die Membrana tympani secundaria verschlossen, an die sich paukenhöhlenwärts breite Nervenfaserzüge anschliessen (Taf. XX, Fig. 97, *Fb*, *Mts*, *N*).

Die knöcherne Pars basilaris und die Lagena stellen einen schwach nach aufwärts gebogenen, fingerförmigen Fortsatz dar, dessen distales, blind geschlossenes Ende nach bedeutend kleinerem Radius gekrümmt ist als der übrige Theil. Die Lamina spiralis ossea primaria und secundaria fehlen vollständig (Taf. XXI, Fig. 100, 101; Taf. XXII, Fig. 102, 103) und werden durch entsprechende Bindegewebszüge ersetzt. Das knöcherne Basilarrohr zeigt gegen den kurzen inneren Gehörgang nur die für die durchtretenden Nervenfasern bestimmten Lücken, welche einen Tractus spiralis (basilaris) foraminosus formiren. Im Uebrigen erscheint das Rohr gegen den inneren Gehörgang vollkommen geschlossen (Taf. XXI, Fig. 100, 101).

Das perilymphatische Gewebe besteht aus einer breiten endostalen und ausgedehnten subepithelialen Zone, die intermediäre ist locker gefügt, der perilymphatische Raum in verschiedenen Dimensionen entwickelt, und zwar stellenweise an der concaven Seite der häutigen Bogengänge (Taf. XIX, Fig. 91, 92, *pl*, *pi*, *ps*) und an der Cisterna perilymphatica sowie an den Scalen (Taf. XXI, Fig. 100, 101, *Sv*, *St*) in Form grösserer zusammenhängender Hohlräume. Im Uebrigen setzen sich die perilymphatischen Räume aus kleineren, von den perilymphatischen Gewebszügen begrenzten Maschenräumen zusammen, die am gefärbten Präparat entweder leer oder von einem äusserst feinkörnigen oder homogenen, eosinrothen Gerinnsel erfüllt getroffen werden. Diese letzteren finden sich bemerkenswerter Weise an denjenigen Stellen, an welchen das Maschenwerk noch am dichtesten ist (Taf. XIX, Fig. 91, 92, *a*), d. h. an denjenigen, an welchen das häutige Rohr der knöchernen Wand relativ nahe ist. Aus eben diesem Grunde möchte ich den Mascheninhalt nicht aus der Verflüssigung der intermediären perilymphatischen Gewebszellen herleiten, da er gerade an denjenigen Stellen, an welchen diese Verflüssigung am intensivsten vorwärts schreitet, d. h. an den grossen perilymphatischen Räumen und den Scalen, fehlt.

Die Scala vestibuli geht aus der Verschmälerung der Cisterna perilymphatica vestibuli hervor und erstreckt sich bis an die Lagena. Dort endet die Scala blind (Taf. XXIII, Fig. 105, *Sv*), nachdem am Isthmus selbst unter der Bildung des Helicotrema ein Zusammenfluss beider Scalen erfolgt ist. Die Scala tympani, die bedeutend kleiner ist als die Scala vestibuli, endet blind am Basilarfenster und erstreckt sich nach aufwärts unter allmählicher Verkleinerung bis an das Helicotrema, woselbst sie sich mit der Scala vestibuli vereinigt.

Im Bereich des proximalen Theiles der Lagena findet sich an den Schnitten noch die Scala vestibuli, allerdings in kleinem Querschnitte, getroffen. Der distale grössere Theil der Lagena füllt den zur Verfügung stehenden Knochenraum vollständig aus (Taf. XXIII, Fig. 106, *L*). Eine knöcherne Leiste bezeichnet die Insertionsstelle des blinden, distalen Endes der Lagena. Die perilymphatischen Gewebspolster sind an der Pars inferior in Form des Ligamentum spirale und als breite Faserzüge entwickelt, welche das Ganglion und den Nervus basilaris zwischen sich fassen und topographisch die fehlende Lamina spiralis ossea ersetzen (Taf. XXII, Figg. 103, 104, *Lsp*).

Erwachsene Echidna aculeata.

Das Labyrinth hat an Ausdehnung bedeutend zugenommen. Die häutigen Bogengänge (Textfig. 9, *Csl*) messen 200 μ im Durchmesser, ihre Wand besteht aus einer breiten subepithelialen, perilymphatischen Zone

und einem 3—4 μ hohen Plattenepithel, das sich stellenweise an der Concavität oder Convexität der Bogengänge auf ein 8 μ hohes cubisches Epithel erhebt. Die Ampullen stimmen im feineren Bau mit dem Stadium von 42 mm Kopflänge überein. Die epitheliale Ampullenwand verhält sich so wie die der Bogengänge.

Fig. 6. Fig. 8.



Fig. 7.

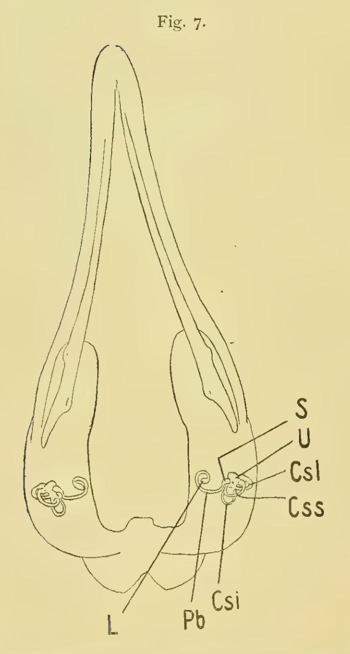


Fig. 6—8. Topographie des häutigen Labyrinthes im Schädel der erwachsenen *Echidna*: Fig. 6 Ansicht von der Seite, Fig. 7 Ansicht vonunten, Fig. 8 Ansicht von hinten. *U* Utriculus, *S* Sacculus, *Pb* Pars basilaris, *L* Lagena, *Css* Canalis semicircularis superior, *Csl* Canalis semicircularis lateralis, *Csi* Canalis semicircularis inferior.

Das Epithel des Ductus endolymphaticus ist 2—4 μ hoch. Der Saccus endolymphaticus zeigt vielfache Faltungen. Das reichliche, lockere perilymphatische Gewebe erscheint hier leisten- und höckerartig in das Lumen vorgewölbt und daselbst von einem 2—8 μ hohen Plattenepithel bedeckt.

Die beiden Vorhofssäcke haben ihre Gestalt gegenüber dem vorhergehenden Stadium nicht geändert. Bezüglich der feineren Structur der Macula neglecta utriculi und des Ductus reuniens lässt sich am Präparate infolge des schlechten Erhaltungszustandes nichts aussagen (Textfig. 10). Das Neuroepithel der beiden Vorhofssäcke ist 25 μ hoch. An den gut erhaltenen Stellen lassen sich der typische Bau des Neuroepithels, seine Zusammensetzung aus Haar- und Stützzellen sowie Haarfortsätze erkennen. Den Haarfortsätzen ist eine aus blauroth gefärbtem Gerinnsel zusammengesetzte Statolithenmembran angelagert. Die Statolithen sind nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Bemerkenswerth erscheint die histologische Selbständigkeit der hyalinen, subepithelialen Schicht, welche an denjenigen Stellen der Maculae, an welchen das Epithel zu Grunde gegangen ist, gut erhalten und gefärbt erscheint.

Der Sinus utricularis superior misst 200 μ im Durchmesser, seine Wand besteht aus einem 2—4 μ hohen Plattenepithel. Ductus reuniens und Vorhofsblindsack sind vorhanden und zeigen in ihrer Form Uebereinstimmung mit dem Stadium von 42 mm Kopflänge.

Die Pars basilaris (Textfig. 13, 14) verläuft vom Vorhofsblindsack schwach nach abwärts concav, nach vorn und einwärts. Im radialen Querschnitte repräsentirt sie sich als ein annähernd ovaler Kanal,

dessen längere Achse centroperipher gestellt ist. An dem Kanale können in Analogie mit den höheren Säugethieren 3 Wände unterschieden werden: die Membrana basilaris, die Aussenwand und die Membrana vestibularis. Die Grundlage der Membrana basilaris wird von einer stark lichtbrechenden, 2—4 μ dicken

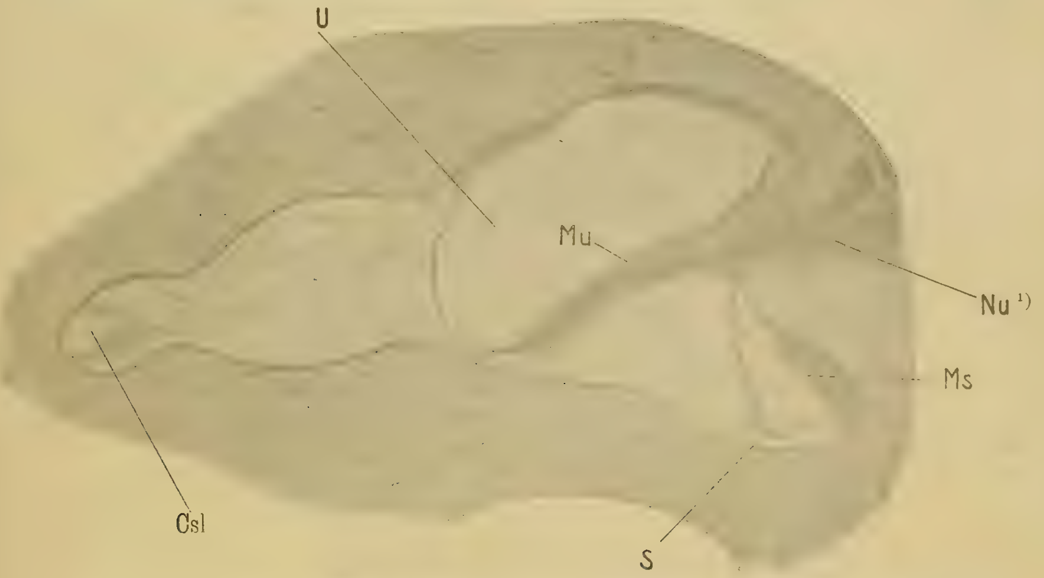


Fig. 9. *Echidna aculeata* (erwachsen). Sagittalschnitt durch den oberen Theil des Vorhofes mit dem Utriculus (*U*), dem Nervus utricularis, Sacculus (*S*) und dem lateralen Bogengang (*Csl*). L. S., Hämalaun-Eosin. Z. Oc., Obj. 1, Tubl. 15 cm[1]).

protoplasmatischen Membran (Lamina propria) gebildet, welche bei schwacher Vergrösserung eine zarte Streifung erkennen lässt. Unter derselben erstreckt sich fast über die ganze Breite der Membran die tympanale Belegschicht und von der Membran selbst noch ein Stück weit auf die Aussenwand (Ligamentum spirale) und den axialen Bezirk (untere Lefze der Lamina spiralis fibrosa [Textfig. 13, *Lsp*, *Lspi*]).

Die Papilla basilaris ist nur an wenigen Stellen histologisch gut erhalten und stimmt an diesen mit der Papille des vorhergehenden Stadiums überein.

Die Membrana vestibularis besteht aus einer doppelten Lage platter Epithelzellen mit prominenten Zellkernen und zeigt 4 μ Totaldurchmesser. Die Aussenwand des häutigen Kanales wird von dem breiten Ringband eingenommen, das an der Insertionsstelle der Basilarmembran eine hyaline Zone erkennen lässt. Sonst besteht das Ligament aus faserigem Bindegewebe, zeigt fast in allen Theilen übereinstimmenden Kernreichthum und verschmälert sich nach auf- und abwärts in die verhältnissmässig dicke periostale Auskleidung der beiden Scalae. Die Stria vascularis ist nicht nachweisbar, desgleichen fehlen die Prominentia spiralis und der Sulcus spiralis externus. Das Ligamentum spirale zeigt geringen Blutgefässgehalt. Nach der ganzen Anordnung des Bindegewebes kann auch an der axialen Seite des Kanals von einem Ringband gesprochen werden, welches in seiner Form ungefähr einer auf das Doppelte bis Vierfache verdickten Lamina spiralis ossea der höheren Säugethiere entspricht.

Die Lamina spiralis ossea fehlt bei *Echidna* vollständig. Der Knochen hört in der Wandflucht des knöchernen Basilarrohres auf, und die peripheren Nervenfasern

1) Bezgl. der in Fig. 9—14 gebrauchten Zeichen siehe das alphabetische Verzeichniss am Schlusse.

sowie das Ganglion basilare sind durchaus von Bindegewebe umgeben (Textfig. 13, *Lspi*, Ligamentum spirale internum). Die Faserlage, die hierbei die Nervenbündel von oben deckt, ist erheblich dicker als die untere. Dieses Bindegewebe wird von den von der Papilla basilaris kommenden Nervenfasern auf dem Wege zum Ganglion basilare durchzogen (Textfig. 13, *Nb*, *Gb*). Es vertritt bei *Echidna* die fehlende Lamina spiralis ossea. Das Ligamentum spirale zeigt am radialen Querschnitte überall die Form des türkischen Halbmondes. Die Lamina spiralis ossea secundaria ist bei *Echidna* nicht entwickelt. Die Crista spiralis ruht auf den peripheren Theilen der oberen Lefze der Lamina spiralis fibrosa und stimmt in Gestalt und histologischem Bau mit der Crista spiralis der höheren Säuger überein: sie erscheint aus einer basalen Zone von spindelförmigen Bindegewebszellen, aus einer mittleren protoplasmatischen und einer oberen Epithelzone zusammengesetzt. Die Epithelzellen scheinen in ihr palissadenförmig angeordnet. Die beiden Scalae sind vollkommen wegsam.

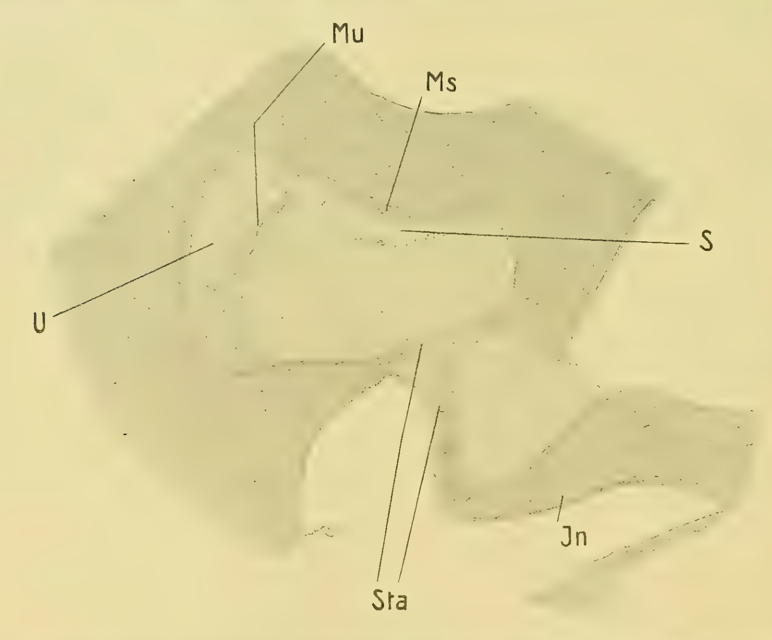


Fig. 10. *Echidna aculeata* (erwachsen). Sagittalschnitt durch den unteren Theil des Vestibulum. L. S. Hämalaun-Eosin Z. Oc., Obj. 1, Tubl. 15 cm.

Der beschriebene Bau gilt für den mittleren Theil der Pars basilaris.

In der Richtung gegen den Vorhof wird die Lamina spiralis schmäler, es verstreicht der obere Winkel, und unter Gewinnung eines vollkommen ovalen Querschnittes und bedeutender Verengung erfolgt der Uebergang der Pars basilaris in den Vorhofsblindsack.

Gegen die Lagena verbreitert und vergrössert sich der Kanal bis an den Isthmus, vor welchem er sich unter Beibehaltung dreieckiger Querschnittsform (oberer und axialer Winkel ungefähr 40°, lateraler 100°) rasch verkleinert. Am Isthmus selbst verstreicht die Papilla basilaris. Unter allmählicher Erweiterung des Lumens geht sodann der Isthmus in die ovoide Lagena über, in welcher sich die mit den Maculae der Vorhofssäcke vollkommen übereinstimmende Macula lagenae findet (Textfig. 14, *L*, *Pl*).

Der Tractus spiralis foraminosus (Texfig. 11) ist bedeutend kürzer als die Pars basilaris, und so kommt es, dass die vom distalen Theil des basilaren Rohres kommenden Nervenfasern und desgleichen die Fasern des Nervus lagenae durch eine ziemlich grosse Strecke von ihrem Ganglion centralwärts noch innerhalb der knöchernen Kapsel verlaufen.

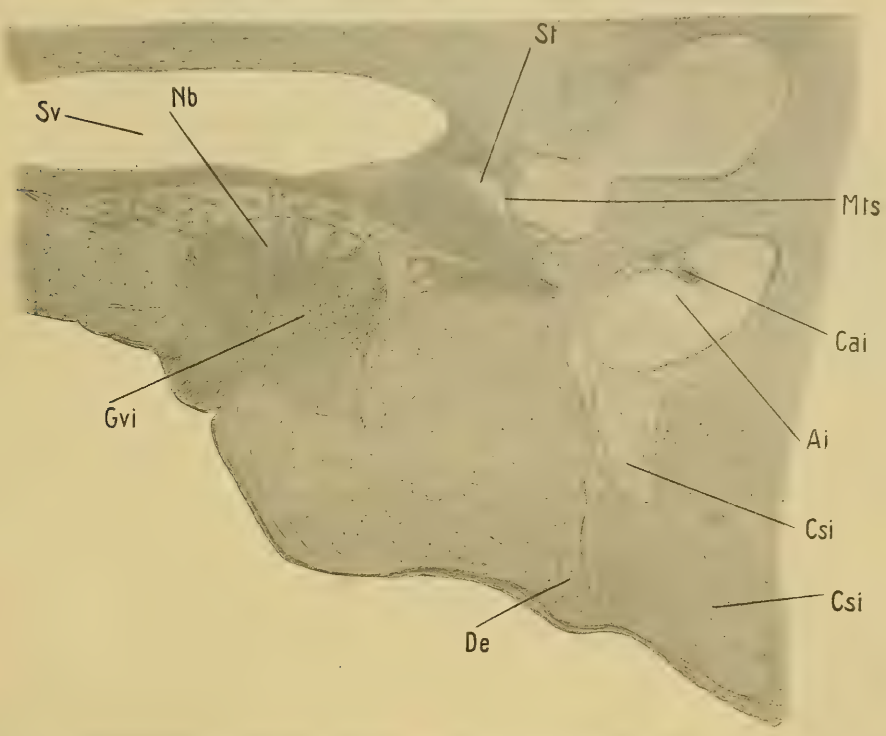


Fig. 11. *Echidna aculeata* (erwachsen). Sagittaler Durchschnitt durch die Pars inferior labyrinthi mit dem Tractus spiralis foraminosus und dem Meatus auditorius internus. L. S., Hämalaun-Eosin. Z. Oc., Obj. 1, Tubl. 15 cm.

An einer Stelle proximal vom Isthmus verschmelzen beide Scalen mit einander unter Bildung des Helicotrema (Textfig. 14, *Sv*, *St*, *H.*). Am Isthmus selbst findet die Scala tympani ihr Ende. Der häutige Kanal erscheint daselbst durch eine solide Faserplatte an die Knochenwand geheftet. Die Scala vestibuli erstreckt sich über den Isthmus hinaus noch auf einen kleinen Abschnitt der Lagena und endet hier gleichfalls blind. Der grössere Theil der Lagena füllt den zur Verfügung stehenden Raum vollständig aus.

Nervus acustico-facialis und Ganglion acustico-faciale: Die Ganglienzellen des Vestibularganglion messen 26 : 32 μ. Das Vestibularganglion zerfällt in einen oberen und unteren Abschnitt, welche durch eine Verbindungszone von Ganglienzellen und Nervenfasern mit einander in breitem Zusammenhang stehen (Textfig. 12, *Gvi*, *Gvs*). Im Uebrigen sind die beiden Ganglien nicht durch einen soliden Zellhaufen repräsentirt, sondern reichlich von Faserbündeln durchzogen; das obere Vestibularganglion versorgt den Utriculus und die beiden vorderen Ampullen, das untere den Sacculus, die Ampulla

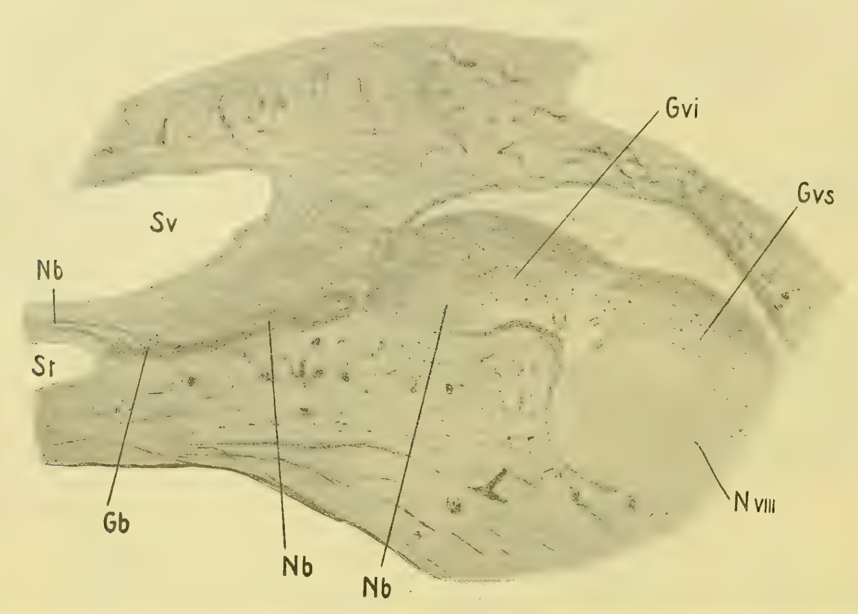


Fig. 12. *Echidna aculeata* (erwachsen). Querschnitt durch den Meatus auditorius internus mit den beiden Vestibularganglien (*Gvs*, *Gvi*). L. S., Hämalaun-Eosin. Z. Oc., Obj. 1, Tubl. 15 cm.



Fig. 13. *Echidna aculeata* (erwachsen). Verticalschnitt durch die Pars basilaris mit dem regionären Nerven und dem Ganglion basilare. L. S., Hämalaun-Eosin. Z. Oc., Obj. 3, Tubl. 15 cm.

inferior und die Macula neglecta ampullaris. Das Ganglion basilare (Textfig. 12, *Gb.*) besteht aus 24 : 28 μ grossen Zellen. Es hängt nach aufwärts mit dem unteren Vestibularganglion zusammen, gegen welches hin seine Zellen ein wenig an Grösse zunehmen. Distalwärts verläuft das Ganglion der Richtung der Pars basilaris angeschlossen und endet mit einem selbständigen Antheile, der die von der Lagena kommenden Fasern aufnimmt.

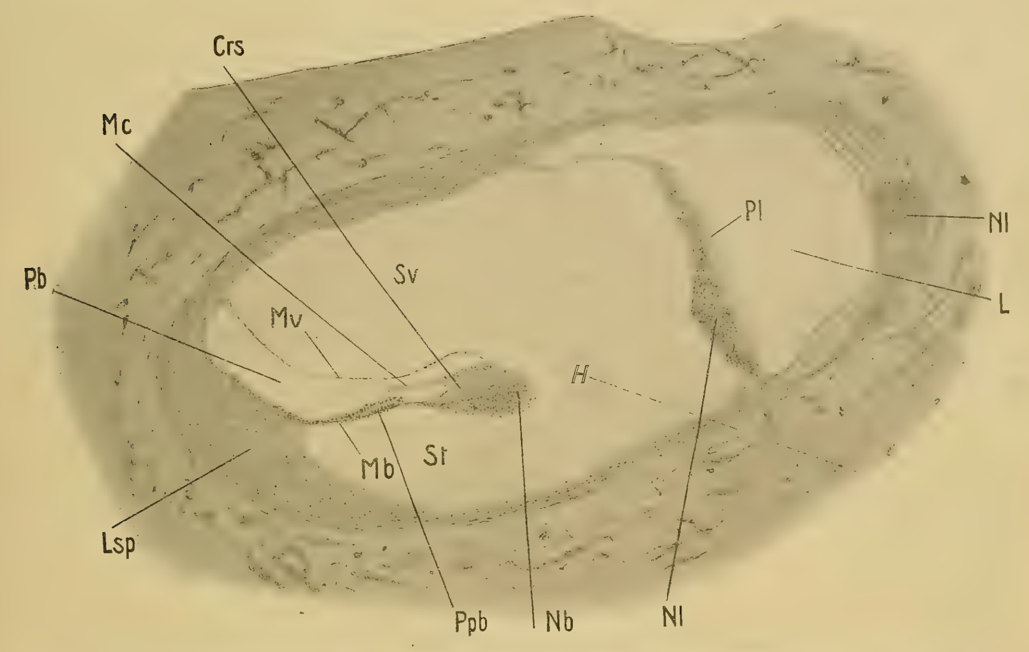


Fig. 14. *Echidna aculeata* (erwachsen). Verticalschnitt durch den distalen Theil der Pars basilaris (*Pb*) und die Lagena (*L*) L. S., Hämalaun-Eosin. Z. Oc., Obj. 3. Tubl. 15 cm.

Der Nervus intermedius ist deutlich nachweisbar.

Das Knieganglion ist verhältnissmässig klein und besteht aus 30 : 40 μ grossen Zellen. Es hängt mit dem oberen Vestibularganglion nicht zusammen und entsendet einen Ganglienzellstreifen in den Nervus petrosus superficialis.

Das obere Vestibularganglion und der obere Nerv selbst (Nervus utriculo-ampullaris) sind als durchaus selbständig anzusehen. Der Nervus sacculo-ampullaris dagegen und der Nervus basilaris vereinigen sich centralwärts zu einem einzigen Stamm, und selbst schon in der Region des unteren Vestibularganglion zeigt der Nervus basilaris vielfach Anastomosen mit dem Nervus sacculo-ampullaris.

Nach den Verhältnissen, die sich bei der erwachsenen *Echidna* ergeben, kann man somit in Uebereinstimmung mit der Gruppirung an den höheren Säugethieren den Acusticus aus zwei Aesten (Ramus superior = Nervus utriculo-ampullaris; Ramus inferior = Nervus sacculo-ampullaris + Nervus maculae neglectae + Nervus basilaris + Nervus lagenae) zusammengesetzt auffassen oder von drei Aesten sprechen:

Ramus superior = Nervus utriculo-ampullaris,

Ramus medius = Nervus sacculo-ampullaris + Nervus maculae neglectae ampullaris.

Ramus inferior = Nervus basilaris + Nervus lagenae.

Was die Selbständigkeit der peripheren Aeste anlangt, so wäre hier nur das vom Stadium von 42 mm Kopflänge Gesagte zu wiederholen.

Nahe der Eintrittsstelle in den Hirnstamm zeigt sich der Nervus acustico-facialis als ein von oben nach unten ein wenig abgeplatteter Nervenstamm, an dessen medialer und oberer Seite sich der Nervus facialis unschwer isoliren lässt. Im Verlaufe gegen die Peripherie bleibt der Nervus facialis stets an der oberen Fläche des Nervus acusticus gelegen, schiebt sich jedoch immer mehr lateralwärts und verlässt endlich, in einen eigenen Knochenkanal abzweigend, den Nervus acusticus als anatomisch einheitlicher Stamm.

Labyrinthkapsel und perilymphatisches Gewebe. Die Labyrinthkapsel ist durchaus verknöchert und entspricht vollkommen derjenigen Gestalt, die Denker in seiner Arbeit an Ausgüssen der Labyrinthkapsel beschrieben und abgebildet hat.

Die knöchernen Bogengänge sind gegen die äussere Knochenschale des Petrosum durch spongiösen Knochen gedeckt und reichen bis nahe an die äussere Lamelle des Knochens heran, ein Verhalten, in welchem sich eine gewisse Aehnlichkeit des Gehörorgans der *Echidna* mit dem der Vögel kundgiebt. Beseitigt man vorsichtig die Spongiosa, so lassen sich schon von aussen her ohne weitere Präparation die Scheitel der 3 Bogengänge isoliren und der ganze die Bogengänge umfassende Knochenabschnitt darstellen.

Von den 3 Bogengängen ist der obere Kanal der längste, der laterale der kleinste. Die Flächenkrümmung ist am meisten im oberen Bogengange ausgeprägt, der, von oben gesehen, S-förmige Biegung derart zeigt, dass sein vorderer Theil (ampullarer Abschnitt) lateralwärts convex, der hintere (Sinusabschnit) lateralwärts concav erscheint. Die Mittelebene des oberen Bogenganges schliesst mit der sagittalen Medianebene des Kopfes nach aufwärts und vorn einen Winkel von ungefähr 45° ein (Textfig. 8). Der hintere Bogengang begrenzt mit der sagittalen Medianebene des Kopfes einen nach hinten offenen Winkel von ungefähr 45°. Der Bogengang zeigt keine nennenswerthe Flächenkrümmung, seine Ebene erstreckt sich von hinten-oben nach vorne-unten. Die Ebene des lateralen Bogenganges schliesst mit der sagittalen Medianebene des Kopfes einen nach aufwärts gerichteten Winkel von annähernd 50° ein. Die Crista vestibuli ist deutlich als Leiste erkennbar, durch welche das Vestibulum in zwei Abschnitte, einen grösseren (Recessus ellipticus) und einen kleineren (Recessus sphaericus), geschieden wird. Im Recessus ellipticus ist der Utriculus gelegen, durch welchen der Recessus fast vollständig ausgefüllt wird, im Recessus sphaericus ist der Sacculus wandständig fixirt. Der ampullare Schenkel des hinteren Bogenganges und das Sinusende des lateralen Bogenganges vereinigen sich zu einem einzigen knöchernen Kanal, durch welchen sie in den Vorhof übergehen. Bemerkenswerth erscheint weiters die Kleinheit des Vorhofes bei relativ grossem Vorhofsfenster. Dieses letztere ist durch das breite, solide Stapesende verschlossen (Textfig. 10, *Sta.*) Der Knochen der Umgebung springt nur wenig vor, in Folge dessen die Fensterregion in der Ansicht von der Paukenhöhle flach erscheint. Das Basilarfenster ist, wie man sich an mikroskopischen Präparaten leicht überzeugen kann, und wie auch Denker hervorhebt, rein nach hinten gerichtet und an makroskopischen Objecten von aussen her durch das vorspringende Promontorium fast vollständig gedeckt. Ich möchte auf diese Verhältnisse und auf zufällige Befunde an Wachsausgüssen die Thatsache zurückführen, dass Hyrtl (19) das Basilarisfenster entgangen ist und er zur Annahme veranlasst wurde, dass dieses Fenster bei *Echidna* fehle.

Die beiden Aquäducte sind vorhanden.

Das Vestibulum verengt sich nach vorn allmählich zur Scala vestibuli der Pars basilaris. Die Scala tympani beginnt am Basilarfenster und zeigt bedeutend kleineren Durchmesser als die Scala vestibuli. Die Pars basilaris verläuft vom Vestibulum aus rein medianwärts und ein wenig nach unten (schliesst mit der Horizontalebene einen Winkel von etwa 25° ein), sodann unter Entwickelung einer halben Schneckenwindung nach vorn und aussen. Die knöchernen Spiralblätter (Lamina spiralis ossea primaria und secundaria) fehlen und sind durch entsprechende Bindegewebszüge ersetzt.

Die ganze Labyrinthkapsel ist derart gelegen, dass die Pars superior nach oben und aussen, die Pars inferior nach innen und unten zu liegen kommt. Gegen die Schädelhöhle zu ist die Pars basilaris durch eine Knochenzone, die zum Theil spongiösen Bau erkennen lässt, zum grösseren Theil jedoch aus compactem Knochen besteht, gedeckt. Der innere Gehörgang zeigt einen kreisrunden Porus acusticus internus von nahezu 2 mm Durchmesser. Er ist 2 mm lang und verläuft in fast rein frontaler Richtung. In der Tiefe zeigt er sich ebenso weit wie an seiner Mündungsöffnung in der Schädelhöhle. Sein oberer Abschnitt erscheint in den Canalis facialis fortgesetzt. Im Uebrigen finden sich im Fundus des inneren Gehörganges drei Gruppen von feinen Lücken, durch welche die eintretenden Nervenfasern in den für sie bestimmten Kanälchen zum häutigen Labyrinth gelangen. Die erste, am weitesten nach vorn gelegene und grösste Gruppe dieser Lücken (Macula cribrosa anterior) ist für die Pars basilaris und die Lagena bestimmt. Die zweite, die nach der Lage als Macula cribrosa superior zu bezeichnen wäre, führt in den oberen Theil des Vestibulum und gehört dem Nervus utriculo-ampullaris. Die dritte, Macula cribrosa inferior, gehört den Knochenkanälchen an, durch welche der Nervus saccularis und ampullaris inferior mit dem Nervus maculae neglectae ampullaris zu ihren Nervenendstellen gelangen.

Die Membrana tympani secundaria zeigt einen Dickendurchmesser von 45 μ, ist in die Scala tympani mässig concav vorgebuchtet und besteht aus drei Zelllagen: einer dicken bindegewebigen Faserlage als Grundsubstanz, einer endostalen, perilymphatischen Gewebsschicht an der der Scala zugewendeten Fläche und einer zarten, gegen die Paukenhöhle gerichteten Epitheldecke.

Das perilymphatische Gewebe ergiebt in seiner Gruppirung Uebereinstimmung mit dem Bau desselben Gewebes an erwachsenen höheren Säugethieren. Die subepitheliale und mehr noch die endostale Schicht ist jedoch überall auffallend dick und zellreich. Es sei hier besonders auf die Pars inferior und den knöchernen Basilarkanal verwiesen (Textfig. 13 und 14). Die Vergrösserung der perilymphatischen Gewebsplatte, welche bei *Echidna* aus dem Fehlen der Lamina spiralis ossea folgt, wurde bereits oben erörtert.

Die intermediäre Zone ist nur in der directen Umgebung der Nervenendstellen und Nervenbündel, an den Ampullen, dem Utriculus (besonders an der hinteren und oberen Wand) und an der Lagena vorhanden, sonst unter Hinterlassung grosser perilymphatischer Räume geschwunden. Die perilymphatischen Räume sind wie an den Säugern gegliedert, wonach grosse kanalförmige Räume an der concaven Seite der Bogengänge, die Cisterna perilymphatica vestibuli und die beiden Scalen unterschieden werden können.

Der Knochen erscheint knapp an den Labyrinthhohlräumen blutgefässreicher als in den entfernten Schichten des Petrosum.

Der äussere Gehörgang wendet sich von seinem Ende aus zunächst nach vorn, erscheint somit nach hinten concav, im inneren Theile verläuft er fast in gerader Linie nach hinten, um an dem flachen, fast horizontal gestellten Tympanicum zu enden. Er zeigt in seinem äusseren Theile einen grösseren Durchmesser als in seinem medialen Abschnitte. Das Tympanicum zeigt U-Form, entsprechend den drei Seiten eines Quadrates von etwa 6 mm Seitenlänge, dessen obere Seite fehlt. An dieser letzteren Stelle streicht der Knochen flach nach oben aus. Der Sulcus membranae tympani ist fast 1 mm breit. Der Hammergriff erstreckt sich im Trommelfell bis etwa 1 mm unter das Centrum nach abwärts. Das

Trommelfell ist mässig gewölbt. Die Paukenhöhle besitzt einen verhältnissmässig grossen Tiefendurchmesser. Sie verengt sich nach oben und vorn zum Ostium tympanicum tubae, nach hinten erscheint sie concav geschlossen. Das Tubenrohr ist kurz und erstreckt sich gerade nach aussen und vorn. Die knöcherne Tube misst 2—3 mm Länge. Dieselbe erstreckt sich wie die häutige Tube fast rein nach vorn in der Richtung gegen den Unterkiefer. Die mediale Wand der Trommelhöhle erscheint fast durchwegs flach. Entfernt man Hammer und Amboss und ihren Band- und Muskelapparat, so erblickt man den relativ kleinen Steigbügel nach oben weit über dem Niveau des oberen Trommelfellrandes und hinten und oben das Basilarisfenster, dessen Lichtung nach hinten gerichtet ist. In der Umgebung des Basilarfensters beginnt eine kleine nach hinten und oben gerichtete Ausstülpung der Paukenhöhle, in welcher sich spongiöser Knochen findet: dieser Abschnitt muss wohl mit dem Antrum tympanicum in Homologie gebracht werden. Nach abwärts und vorn erstreckt sich der spongiöse Knochen bis an die Region des Basilarfensters, das in Folge dessen bei oberflächlicher Betrachtung gegen die Paukenhöhle geschlossen scheint.

Vergleichender Theil.

Die Formentwickelung des Labyrinthes von Echidna.

a) Allgemeine Entwickelung des *Echidna*-Labyrinthes.

Nach der ganzen Formentwickelung des inneren Ohren lassen sich bei *Echidna* vier Zeitperioden unterscheiden. In jeder dieser Perioden gelangt die Labyrinthblase von einer charakteristischen Gestalt zu einer anderen, die neue Periode charakterisirenden Form. Die erste Periode reicht von der ersten Anlage des Ohrlabyrinthes bis zur Vollendung der Abschnürung des Bläschens vom Ektoderm, die zweite bis zum ersten Auftreten der Bogengänge, die dritte bis zur vollzogenen Differenzirung aller, an der vollkommen entwickelten Pars superior anatomisch unterscheidbaren Theile, die vierte bis zur Wachsthumsvollendung.

Die erste Periode ist an dem vorliegenden Material nicht mehr vertreten. In dem jüngsten Stadium, das ich untersuchen konnte (Stadium 40), hat die Labyrinthblase ihren Znsammenhang mit der Kopfepidermis bereits verloren, erscheint somit vollständig von derselben abgeschnürt. Die zweite Periode reicht von Stadium 40 bis Stadium 44, die dritte von Stadium 44 bis 46, die vierte bis zum Stadium 51.

In der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge erscheint die Formentwickelung des Labyrinthes bereits vollendet, und die weiteren Wachsthumsveränderungen folgen alle nur aus einer gleichmässigen Grössenzunahme des Ohrlabyrinthes, bei welcher alle Theile an Länge gewinnen, die meisten auch an Lumenweite, während nur wenige Kanäle (Ductus endolymphaticus, Canalis utriculo-saccularis, Ductus reuniens, Caecum vestibulare) unverändertes Lumen behalten oder sogar eine Verengerung, d. h. Verdünnung erfahren.

Am Beginn der zweiten Periode setzt sich das häutige Labyrinth lediglich aus dem kurzen Ductus endolymphaticus und dem Saccus communis zusammen, der keine weitere Theilung erkennen lässt (Taf. I, Fig. 1—4). Im Laufe der zweiten Periode kommt es unter allgemeiner Grössenentwickelung der Theile und unter Verlängerung des Ductus endolymphaticus nach aufwärts zum Auftreten der Plica semicircularis communis (Stadium 41) und des zunächst nach vorn gerichteten Fortsatzes, der die Pars inferior darstellt. Zur gleichen Zeit erfolgt durch eine, an dem vorderen Contour der Labyrinthblase sich einstellende Einkerbung die Andeutung der Theilung des Ohrlabyrinthes in Pars superior und inferior (Taf. I, Fig. 4), welche Theilung in den nächstfolgenden Stadien an Deutlichkeit gewinnt, so dass am

Ende der zweiten Entwickelungsperiode die Pars inferior gegen die Pars superior vollkommen begrenzt erscheint.

Die Plica semicircularis lateralis (Taf. I, Fig. 5, 6, *Psl.*) tritt fast gleichzeitig mit der Plica semicircularis communis auf und ist in Stadium 42 bereits deutlich vorhanden. Am Ende der zweiten Entwickelungsperiode lassen sich am Ohrlabyrinth folgende Theile nach ihrer Gestalt unterscheiden:

A. Pars superior:

1) die drei Bogengänge mit den drei Ampullen,

2) der Utriculus mit dem Sinus utricularis superior und anterior.

B. Pars inferior:

1) Sacculus,

2) Pars basilaris mit nach aufwärts gebogenen Ende (Lagena),

C. Ductus endolymphaticus.

Utriculus und Sacculus stehen am Ende der zweiten Periode noch in weiter gegenseitiger Communication. Der Ductus endolymphaticus öffnet sich gerade in diese Uebergangsregion, während er nach der Richtung des Rohres allerdings seine Fortsetzung im Sacculus erhält.

In der dritten Entwickelungsperiode erfolgt zunächst die gleichmässige Vergrösserung des Ohrlabyrinthes auf der Grundlage der am Ende der zweiten Periode erreichten Gestalt. Sodann tritt die vollkommene, gestaltliche Differenzirung des Sinus utricularis inferior ein und die Theilung des endolymphatischen Kanales in Ductus und Saccus endolymphaticus. An der Pars inferior kommt es schon von Beginn der dritten Entwickelungsperiode an unter besonderer Längenzunahme zu weiteren Differenzirungen. Die Lagena erhält definitive Form und durch den Isthmus lagenae exacte Begrenzung gegen die Pars basilaris. Am unteren Ende des Sacculus ermöglicht eine auftretende winklige Knickung des häutigen Kanals eine genaue Abgrenzung des Sacculus gegen die Pars basilaris. Die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus hat wesentliche Verkleinerung erfahren und wäre als Foramen utriculosacculare zu bezeichnen. Am Ende der dritten Entwickelungsperiode setzt sich somit das Ohrlabyrinth aus folgenden Theilen zusammen:

A. Pars superior:

1) die drei Bogengänge mit den drei Ampullen,

2) Utriculus,

3) Sinus utricularis anterior (Recessus utriculi), Sinus utricularis superior, Sinus utricularis inferior.

B. Pars inferior:

1) Sacculus mit dem Processus utriculo-saccularis.

2) Pars basilaris,

3) Lagena.

C. Ductus und Saccus endolymphaticus.

Im Laufe der vierten Entwickelungsperiode treten an der Pars superior keine, bisher noch nicht differenzirten Abschnitte neu in Erscheinung. An der Pars inferior dagegen kommt es zunächst, besonders durch eine von der lateralen Seite her erfolgende Einschnürung des Sacculus an seinem unteren Ende zur Ausbildung des Ductus reuniens [Stadium 48] (Taf. III, Fig. 20). Die winklige Abknickung der Pars basilaris in den Sacculus, die ungefähr einem Winkel von 120° entspricht, wird im Laufe der weiteren Entwickelung stärker und beträgt am Ende der Entwickelung ungefähr 100°. Dadurch, dass an der Uebergangsstelle in den Ductus reuniens die Pars basilaris nach hinten in der Richtung gegen die hintere Ampulle über den Ductus reuniens ein wenig fortgesetzt erscheint, kommt es zur Anlage des Vorhofsblindsackes (Taf. III, Fig. 19, 20, *Cv*). Dieser letztere zeigt nach seinem ersten Auftreten fast keinerlei weitere

Aenderung seiner Form im Gegensatz zum Ductus reuniens, der unter allmählicher Verdünnung an Länge bedeutend zunimmt.

Die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus nimmt immer mehr Kanalform an, und es kommt (Stadium 51) wie bei den höheren Säugethieren zum Auftreten eines Canalis utriculo-saccularis, der nun die einzige Communicationsöffnung zwischen den beiden Vorhofsäcken darstellt. Der Sacculus zieht sich allmählich gegen den Ductus endolymphaticus aus, beide erstrecken sich in derselben Richtung und gehören formell zusammen, während der Utriculus seitlich angesetzt erscheint. Diese Verhältnisse sind nun, nachdem sie schon in der dritten Entwickelungsperiode ihre Andeutung haben erkennen lassen, vollkommen charakteristisch aufgetreten. Am Ende der vierten Entwickelungsperiode können am häutigen Labyrinth alle diejenigen Theile unterschieden werden, die anatomisch am erwachsenen *Echidna*-Labyrinthe differenzirt sind.

A. Pars superior:

1) die drei Bogengänge mit den drei Ampullen,
2) Utriculus,
3) Sinus utricularis anterior, superior, inferior.

B. Pars inferior:

1) Sacculus,
2) Ductus reuniens,
3) Caecum vestibulare,
4) Pars basilaris,
5) Lagena.

C. Ductus und Saccus endolymphaticus, Canalis utriculo-saccularis.

Bringen wir die oben unterschiedenen Entwickelungsperioden mit der Entwickelungszeit des *Echidna*-Embryo und -Beuteljungen in Vergleich, so zeigt sich, dass das Ende der dritten Periode mit dem Eintritte der Geburt zusammenfällt.

Im Vergleiche der bei *Echidna* unterschiedenen Perioden mit denjenigen, die ich bei der Entwickelung des Meerschweinchenlabyrinthes an diesem unterschieden habe, ergiebt sich eine späte und langsame Entwickelung des *Echidna*-Labyrinthes besonders in der dritten Periode.

Im Laufe des ganzen Entwickelungsganges zeigt das Labyrinth continuirliche Längenzunahme, wobei als Labyrinthlänge die Distanz des Scheitels des oberen Bogenganges vom vorderen Ende der Pars inferior (in Stadium 40 ist hierfür einfach die Länge der grössten Axe der Labyrinthblase genommen) bezeichnet wird. Die sich hierbei ergebenden Masse sind folgende:

Stadium 40	0,37	mm[1])
„ 41	0,40	„
„ 42	0,53	„
„ 43	0,67	„
„ etwas älter als 43	0,67	„
„ 44	0,92	„
„ 45	0,93	„
„ 46	1,1	„
„ 47	1,6	„
„ 48	2,6	„
„ 51	4,4	„

1) Alle Maassangaben sind an Wachsplattenmodellen gewonnen und entsprechen daher der Oberfläche des Labyrinthes. Diejenigen Zahlen, welche auf das Lumen bezogen werden sollen, sind als solche besonders verzeichnet.

b) Die Formentwickelung der einzelnen Labyrinthabschnitte.

A. Pars superior:

Die früheste Anlage der Bogengänge wird durch die in Stadium 41 auftretende gemeinsame Bogengangfalte (Anlage des vorderen und hinteren Bogenganges) dargestellt (Taf. I, Fig. 4). Dieselbe ergiebt, an ihrer Convexität gemessen, 0,5 mm Länge. In den nächstfolgenden Stadien wird der convexe Rand der Tasche länger, die Tasche somit grösser. Sie misst am covexen Rand

in Stadium 42	. . . .	0,65 mm
" 43	. . . .	0,97 "
im Stadium etwas älter als 43	. . . .	0,97 "

Im Stadium etwas älter als 43 erscheint, entsprechend der Gemeinsamkeit der Anlage für den oberen und hinteren Bogengang der hinteren Theil der Tasche, aus welchem der hintere Bogengang hervorgeht, nach aussen umgebogen. Derselben Theilung entsprechend lässt auch der convexe Rand der gemeinsamen Falte ein wenig hinter seiner Mitte eine Einkerbung erkennen (Taf. I, Fig. 9, *a*). In diesem Stadium (etwas älter als 43) endet der convexe Taschenrand mit einem breiten vorderen und hinteren Ende, welches die vordere, bezw. die hintere Ampulle anzeigt.

Die laterale Bogengangfalte tritt zum ersten Male in Stadium 42 auf. Sie ist am convexen Rand 0,22 mm lang und vergrössert sich auf 0,5 mm (Stadium etwas älter als 43). Sie springt in diesem letztgenannten Stadium scharf contourirt vor und ist relativ höher als bei den typischen Säugethieren. In diesem Stadium erscheint auch die laterale Bogengangfalte mit einem breiten vorderen und hinteren Ende versehen. Aus dem ersteren entwickelt sich die laterale Ampulle, das letztere entspricht der trichterartigen Erweiterung, welche das Sinusende des lateralen Bogenganges an seiner Einmündungsstelle in den Utriculus bei *Echidna* wie bei den höheren Säugern aufweist (Taf. I, Fig. 9, *Psl.*).

In Stadium 44 erscheinen die Bogengänge bereits entwickelt, ebenso der Sinus utricularis superior, der gleichfalls aus der gemeinsamen Bogengangtasche hervorgeht.

Bezüglich der Grössenentwickelung der Bogengänge und des genannten Sinus resultiren folgende Zahlen:

	Canalis semicircularis			
	superior	lateralis	inferior	Sinus utricularis superior
Stadium 44	0,35	0,27	0,35 mm	0,14 mm
" 45	0,35	0,25 [1]	0,35 "	0,15 "
" 46	0,55	0,4	0,5 "	0,17 "
" 47	0,9	0,7	0,8 "	0,25 "
" 48	1,3	1,1	1,4 "	0,35 "
" 51	2,6	2,8	2,8 "	0,4 "

Daraus ergiebt sich für alle vier genannten Abschnitte eine continuirliche Längenzunahme. Erwähnenswerth erscheint, dass an dem letzten reconstruirten Stadium (und nur an Wachsplattenmodellen lässt sich die Bogenganglänge genau bestimmen) der obere Bogengang um ganz wenig kleiner ist als der laterale und hintere, die unter einander gleich gross erscheinen.

1) Diese geringe Grössenabnahme ist wohl als zufällige Varietät aufzufassen und lässt keine weitere Deutung zu.

Bezüglich des Lumenumfanges stimmen die 3 Bogengänge in allen Stadien unter einander überein:

Umfang (Querschnitt kreisrund)

		Canalis semicircularis		
		superior	lateralis	inferior
Stadium	44	0,12	0,12	0,12 mm
„	45	0,16	0,16	0,16 „
„	46	0,24	0,24	0,24 „
„	47	0,35	0,35	0,35 „
„	48	0,64	0,64	0,64 „
„	51	1,56	1,56	1,56 „

(In den Stadien 44 und 45 zeigen die Bogengänge in verschiedenen Regionen noch ungleiche Durchmesser entsprechend der noch in Gang befindlichen Evolution der halbzirkelförmigen Kanäle aus den Bogengangtaschen, in vorstehender Tabelle sind mittlere Werthe angegeben.)

Die Ampullen treten zum ersten Male in Stadium 42 auf, in welchem je eine Verbreiterung der gemeinsamen Bogengangtasche an ihrem vorderen und hinteren Ende die Anlagen der vorderen und hinteren Ampulle repräsentiren. In den nächstfolgenden Stadien 43 und etwas älter als 43 erfahren die beiden genannten Ampullenanlagen schärfere Begrenzung, und im Stadium etwas älter als 43 tritt andeutungsweise auch die Anlage der lateralen Ampulle in Form einer Verbreiterung des vorderen Endes der lateralen Bogengangtasche zu Tage. In Stadium 44 sind alle drei Ampullen in Lage und Form deutlich zu erkennen und unter einander annähernd gleich gross. Die drei Ampullen zeigen zunehmende Grösse mit zunehmendem Alter. Die Unterschiede der hinteren Ampulle gegenüber den beiden vorderen (die hintere Ampulle ist ein wenig länger als die beiden anderen) stellen sich erst in den späten Stadien an Beuteljungen ein, sind nicht bedeutend und erhalten sich bis zur Vollendung der Entwickelung. Es ist somit der Schluss gestattet, dass auch an der erwachsenen *Echidna*, an deren Ampullen wegen des schlechten Erhaltungszustandes des Präparates genaue Messungen nicht vorgenommen werden konnten, die gleichen Dimensionsunterschiede zu constatiren sind. Bemerkenswerth erscheint, dass die Ampullen formell sich schon in Stadien (etwas älter als 43) angedeutet finden, in welchen noch die Bogengangtaschen, jedoch keine halbzirkelförmigen Kanäle, bestehen, und es muss diese Thatsache damit in Zusammenhang gebracht werden, dass, wie unten ausführlich dargestellt werden wird, in denselben Stadien, wenigstens theilweise, die Nervenendstellen der Ampullen als besondere Nervenendstellen in der Serie nachgewiesen werden können. An dem lateralen Bogengange erfährt das Sinusende an der Uebergangsstelle in den Utriculus eine besonders auffallende trichterartige Erweiterung.

Die Bogengangkrümmung zeigt im Laufe der Entwickelung stetige Zunahme, und so kommt es, dass die Bogengänge, die in Stadium 45 weniger als einem Halbkreise entsprechen, unter allmähliger Zunahme ihrer Krümmungslänge in Stadium 51 fast $^5/_8$ (vorderer und lateraler Bogengang) und fast $^3/_4$ (hinterer Bogengang) eines Kreisumfanges erreichen. Diese Vergrösserung der Krümmungslänge kann auf zwei Umstände zurückgeführt werden: auf eine besondere Zunahme der absoluten Bogenganglänge oder auf eine Abnahme der Länge des ovalen Vorhofsackes. Es scheint mir, dass beide Umstände bei *Echidna* in Betracht kommen, da das Vestibulum sowie die beiden Säcke relativ kleiner gefunden werden als an den höheren Säugethieren, die Differenz dagegen keine so erhebliche ist, dass sich lediglich hieraus eine $^3/_4$ Kreiskrümmung der Bogengänge einstellen könnte ohne Zunahme der Länge der Bogengänge selbst.

Die Flächenkrümmung der Bogengänge in den Stadien des ersten Auftretens der Bogengänge ist unbedeutend. Sie tritt am lateralen und hinteren Bogengange in Stadium 47 zum ersten Male in Erscheinung und führt am hinteren und lateralen Bogengange zu einer in der Aufsicht S-förmigen Krümmung. Dieselbe kommt derart zu Stande, dass der ampullare Abschnitt der Bogengänge am lateralen Bogengange höher oben, am hinteren Bogengange weiter vorn gelegen erscheint als der Sinustheil. Diese Form der beiden genannten Bogengänge bleibt auch später bestehen.

In Folge der bestehenden Flächenkrümmung kann von der Angabe der Lage der Bogengangebenen zu einander nur die Rede sein, wenn man Durchschnittsebenen für den lateralen und den hinteren Bogengang construirt. Danach schliessen in Stadium 48 der obere und laterale Bogengang einen Winkel von 85°, der hintere und obere Bogengang einen Winkel von 105°, der laterale und hintere Bogengang einen Winkel von 90° mit einander ein. In Stadium 49 begrenzen die drei Bogengangebenen annähernd einen körperlich rechten Winkel.

Die Axen der Sinusenden des vorderen und hinteren Bogenganges stossen ungefähr in einem Winkel von 150° im Sinus utricularis superior zusammen. Das Sinusende des lateralen Bogenganges und das ampullare Ende des hinteren Bogenganges verlaufen in unmittelbarer Nachbarschaft einander fast parallel und in einem sehr spitzen Winkel zum Sinus utricularis superior.

Der Utriculus zeigt sich zum ersten Male in Stadium 44 in anatomisch begrenzter Form (Taf. I, Fig. 11, 12) und ergiebt längsovalen Querschnitt. Seine Längsaxe verläuft von oben, vorn, aussen nach unten, hinten, innen und ist 0,35 mm lang. Der Recessus utriculi (Sinus utricularis anterior) ist in diesem Stadium bereits vorhanden. In Stadium 45 verlängert sich der Utriculus auf 0,3 mm, an seinem vorderen Pole trägt er den Recessus utriculi, der die Nervenendstellenanlage der Macula utriculi aufweist. In den folgenden Stadien zeigt der Utriculus vor allem eine weitere Längenzunahme:

Stadium 46	0,4 mm	Stadium 48	0,8 mm
„ 47	0,65 „	„ 51	1,0 „

Es ergiebt sich daraus eine continuirliche Zunahme der Längsausdehnung des Utriculus im Laufe der embryologischen Entwickelung. Während dieser Zeit nimmt er auch immer mehr die charakteristische Birnform an, die ebensosehr durch eine blasenförmige Aufquellung des vorderen, oberen, äusseren Abschnittes des Utriculus als durch die Verjüngung des hinteren, unteren, inneren Theiles herbeigeführt wird. Der Recessus utriculi gliedert sich immer schärfer vom Utriculus ab und bildet in Stadium 48 einen halbkugeligen, dem vorderen, unteren Ende des Utriculus angeschlossenen Fortsatz. Dieser Fortsatz verlängert sich im Laufe der weiteren Entwickelung und behält die vollkommen scharfe Begrenzung gegen den Utriculus bei. Sein äusserer Pol ist nach unten, aussen, hinten gerichtet.

Der Vergleich mit der Gewebsentwickelung zeigt, dass die Formentwickelung des Recessus utriculi (Sinus utricularis anterior) der Isolirung der einzelnen Nervenendstellen parallel geht und dass zu derjenigen Zeit, zu welcher die Nervenendstelle des Utriculus (Macula utriculi) zum ersten Male vollkommene Selbständigkeit erhält, auch der Recessus utriculi exacte Begrenzung gegen den Utriculus erfährt.

Die Sinus utriculares superior und inferior entwickeln sich im dritten der oben aufgestellten Entwickelungsstadien, und zwar der Sinus utricularis superior aus dem mittleren Theile der gemeinsamen Bogengangtasche, der Sinus utricularis posterior dadurch, dass die hintere Ampulle grössere Entfernung vom Utriculus gewinnt, in Folge dessen länger erscheinen muss als die übrigen

Ampullen, und endlich dadurch, dass der Uebergangstheil der Ampulle in den Utriculus selbst sich in einen kurzen Kanal umformt. In der Entwickelung dieser Theile zeigt die *Echidna* vollkommene Uebereinstimmung mit den höheren Säugethieren. Es wäre nur zu bemerken, dass der Sinus utricularis superior in den ersten Stadien seines Auftretens (Stadium 44 und 45) einen sehr geräumigen Kanal darstellt. Das Grössenwachsthum des Sinus utricularis superior hat bereits oben Besprechung gefunden, da er ja entwickelungsmechanisch vollkommene Uebereinstimmung mit den Bogengängen zeigt.

B. Pars inferior.

Die Pars inferior tritt bereits in Stadium 42 in der Form eines kegelförmigen Fortsatzes auf, dessen freies Ende nach vorn und einwärts gerichtet ist. Die Begrenzung gegen die Pars superior, die anfänglich nur durch einen einzigen einspringenden Winkel zwischen dem vorderen Contour des Saccus communis und dem Processus inferior erfolgt, gewinnt rasch an Schärfe (Taf. I, Fig. 5—8). Es tritt (Stadium 43), nebst dem oben erwähnten Winkel zwischen dem hinteren Ende der gemeinsamen Bogengangtasche und dem Processus inferior eine winklige Einsenkung auf, und im Laufe der nächstfolgenden Stadien kommt es von diesen beiden Winkeln aus zu einer circulären Begrenzung der Pars superior gegen die Pars inferior. Die weite Communicationsöffnung zwischen der Pars superior und inferior verengt sich im Laufe der Entwickelung, bis endlich die an einander grenzenden Theile (Utriculus und Sacculus) gestaltlich vollkommen von einander isolirt sind und nur durch den dünnen Canalis utriculo-saccularis mit einander zusammenhängen.

Der der Pars inferior entsprechende Fortsatz gewinnt schon frühzeitig eine bedeutende Ausdehnung und nimmt im Stadium etwas älter als 43 etwa drei Viertel der Länge der ganzen Labyrinthblase ein. Er erscheint in diesen Stadien, in welchen sich die Pars superior circulär gegen die Pars inferior begrenzt, von innen nach aussen derart abgeflacht, dass die obere Wand halbkugelig convex, die laterale concav erscheint und im unteren Theile beide Wandabschnitte ein wenig gewölbt sind.

Die Pars inferior erstreckt sich in diesem Stadium in einer Kreis- oder Spirallinie nach vorne, ein- und abwärts.

Das Längenwachsthum der Pars inferior wird durch folgende Zahlenreihe repräsentirt:

	Stadium 42	0,28 mm	
	„ 43	0,35 „	
etwas älter als	„ 43	0,68 „	
	„ 44	0,6 „	
	„ 45	0,65 „	(1,2 mm gestreckt gedacht)
	„ 46	0,7 „	(1,45 mm gestreckt gedacht).

Die Differenzirung der Pars inferior erfolgt derart, dass zunächst an dem ursprünglich fast vollständig geradegestreckten Fortsatze sich eine bogenförmige, nach oben gerichtete Krümmung einstellt. Diese Krümmung trifft den vorderen, d. h. dem Ende der Pars inferior nahen Theil in einem höheren Grad als den oberen und besonders als die fast vollständig geradegestreckt gebliebene Uebergangszone in die Pars superior. So lassen sich in Stadium 45 an der Pars inferior drei Theile unterscheiden: ein oberer Theil, der fast in ganzer Querschnittsbreite mit der Pars inferior vereinigt, gegen sie aber scharf begrenzt ist, ein nach aufwärts schwach concaves, fast rein medianwärts verlaufendes Mittelstück und endlich, entsprechend einer halben Windung von kleinerem Durchmesser, ein nach oben und aussen gerichtetes, blind geschlossenes Endstück, das durch eine sanfte Einschnürung deutlich von dem Mittelstück geschieden

ist (Taf. II, Fig. 13, 14). Diese Dreitheilung entspricht den drei Hauptabschnitten, aus welchen sich die Pars inferior der erwachsenen *Echidna* zusammensetzt: Sacculus, Pars basilaris und Lagena. Im Laufe der weiteren Differenzirung tritt zu diesen Abschnitten in Stadium 46 noch der Ductus reuniens und endlich noch im Stadium 48 der Vorhofblindsack hinzu.

Der Sacculus zeigt sich zunächst (Stadium 45) als ein am oberen Theile der Pals inferior convex vorspringender Fortsatz, der allmählich in das Mittelstück der Pars inferior übergeht. In Stadium 46 steht der Sacculus noch in weitem Zusammenhange (0,16 : 0,09 mm) mit dem Utriculus, zeigt Blasenform und einen nach oben, gegen den Utriculus gerichteten Fortsatz (Sinus utricularis sacculi). Der hintere, innere Contour des Sacculus ist am Uebergange in die Pars basilaris fast rechtwinklig abgeknickt, während sich der vordere Contour des Sacculus allmählich in die Pars basilaris verliert. In Stadium 47 besitzt der Sacculus längsovale Form, gute Begrenzung gegen die Pars basilaris, welche durch ihn nach auf- und rückwärts verlängert erscheint. Seine Längsaxe beträgt 0,28 mm und ist in diesem Stadium von vorn-oben nach hinten-unten gerichtet. Die mediale Wand ist, von aussen gesehen, convex, die laterale plan, im centralen Theile schwach gehöhlt. Der Sacculus zeigt in seinem grössten Umfange 0,7 mm. Der Sinus utricularis sacculi (Taf. II, Fig. 16), der an Länge etwas gewonnen hat, erstreckt sich lateralwärts und nach oben. Nach abwärts und hinten verjüngt sich der Sacculus auf 0,55 mm Umfang, und diese enge Stelle ist unmittelbar an der Uebergangsstelle des Sacculus in den Utriculus (Ductus utriculo-saccularis) gelegen. Der Winkel zwischen hinterer Ampulle und Sacculus hat sich stark vertieft. So liegen die beiden Theile in diesem Stadium in unmittelbarer Nähe, nur 0,05 mm von einander entfernt. An dieser letzteren Stelle weicht die Längsaxe des Sacculus, die bis dahin nach abwärts und hinten verlaufen ist, nach einwärts ab. In der Ansicht von oben zeigt sich die Umbiegungsstelle als ein stumpfer Winkel von annähernd 150°. Sie entspricht in einem späteren Stadium der scharfen Begrenzung zwischen Ductus reuniens und Vorhoftheil der Pars basilaris.

In Stadium 48 ist der Sacculus 0,4 mm lang und läuft nach vorn oben in einen fast halbkugeligen Fortsatz aus (Sinus utricularis sacculi), der in diesem Stadium und auch später bei *Echidna* vom Utriculus weiter abgelegen erscheint als bei den höheren Säugethieren. Nach oben und aussen ist der Sacculus in den Ductus endolymphaticus trichterförmig ausgezogen, nach hinten, unten, aussen verjüngt er sich von seinem grössten äusseren Durchmesser, 1,55 mm, unvermittelt auf 0,6 mm äusseren Durchmesser und geht sodann in das unter einem nach vorn stumpfen Winkel von 100° angesetzte Rohr der Pars basilaris über, gegen das er somit scharf abgesetzt erscheint.

In Stadium 51 zeigt der Sacculus die Gestalt einer in mediolateraler Richtung etwas abgeplatteten Blase von 0,52 : 0,44 mm Durchmesser. Er trägt einen hinten-oben angesetzten, füllhornförmigen Fortsatz von 0,6 mm Länge, an den sich der Ductus endolymphaticus anschliesst. Vom oberen Ende des Fortsatzes geht der Canalis utriculo-saccularis ab. Der Processus utricularis sacculi zeigt annähernd die gleiche Gestalt wie in Stadium 48 und erscheint weniger scharf ausgeprägt als in früheren Stadien. Sieht man daher von der Entwickelung dieses Theiles bei den höheren Säugethieren, als eines relativ selbständigen, ab, so liegt kein Anlass vor, an dem Stadium 51 und auch später einen besonderen Processus utricularis sacculi zu unterscheiden. Auch an der erwachsenen *Echidna* zeigt der Sacculus diesen Fortsatz, der keinem der höheren Säuger fehlt, nicht als besondere Ausstülpung.

Nach vorn, unten und aussen verjüngt sich der Sacculus in den ihm angeschlossenen Ductus reuniens. Dieser letztere Kanal ist topographisch in Form einer circumscripten Einschnürung zwischen Sacculus und Pars basilaris schon in Stadium 46 vorhanden (Taf. II, Fig. 15, *Dr*), deutlicher in Stadium 48 (Taf. III, Fig. 19, 20). Der äussere Durchmesser des Sacculus sinkt an dieser Stelle auf 0,6 mm Umfanges,

und unmittelbar unter dieser Verengungsstelle findet unter einer winkligen Abbiegung des häutigen Rohres (100°) der Uebergang in die Pars basilaris statt.

In Stadium 51 ist bereits ein ausgesprochener Ductus reuniens in der Form eines 0,28 mm langen, 0,12 mm äusseren Durchmesser haltenden, epithelialen Röhrchens vorhanden. Es ist in diesem Stadium wie späterhin gegen den Sacculus gut begrenzt und zeigt an seinem unteren Ende, entsprechend der Uebergangsstelle in die Pars basilaris, eine kurze, trichterförmige Erweiterung (Taf. III, Fig. 22, Taf. IV, Fig. 23, 26).

Der Vorhofblindsack (Caecum vestibulare, gelangt in Stadium 48 zum ersten Male zur Beobachtung (Taf. III, Fig. 19, 20, *Cv*). Er zeigt in seiner anfänglichen Form, die im Laufe des weiteren Labyrinthwachsthums keine nennenswerthe Veränderung erfährt, die Gestalt einer Kuppel von 0,08 mm Höhe, sein Basisdurchmesser beträgt 0,16 mm. Er geht in voller Circumferenz continuirlich auf das Vorhofsendstück der Pars basilaris über.

Ductus reuniens und Vorhofblindsack treten bei *Echidna* somit in einem verhältnissmässig späten Stadium in Erscheinung, nach der oben aufgestellten Eintheilung in der vierten Entwickelungsperiode des Labyrinthes.

Die Pars basilaris kann zum ersten Male in Stadium 44 in der Form des Mittelstückes der Pars inferior von den angrenzenden Theilen, d. h. Sacculus und Lagena, unterschieden werden (Taf. I, Fig. 11, 12, *Pb*). Ursprünglich fast vollkommen geradegestreckt, tritt bei ihr später unter Krümmung nach grossem Radius eine geringe, nach aufwärts gerichtete Concavität auf. In Stadium 46 ist die Pars basilaris in allen Theilen nahezu gleich weit, der Kanal von aussen nach innen etwas abgeflacht, er misst 0,54 mm äusseren Umfang und verengt sich am Uebergange in den distalen Endbezirk der Pars inferior, die Lagena.

Das Längenwachsthum der Pars basilaris im weiteren Entwickelungsgange wird durch folgende Zahlenreihe illustrirt:

Stadium 47	1,12 mm	
„ 48	3,6 „	(gestreckt gedacht); 1,8 mm (direct)
„ 51	5,2 „	„ „

Der Durchmesser der Pars basilaris beträgt in Stadium 47 0,8 mm. Das Rohr zeigt sich jedoch nicht mehr wie ursprünglich an allen Stellen gleich weit und gleich geformt. Im mittleren Theile ist der häutige Kanal von vorne, oben her ein wenig abgeflacht, an beiden Enden ergiebt er annähernd kreisrunden Querschnitt, verengt sich endlich im distalen Theile rasch auf 0,5 mm äusseren Durchmesser und behält diesen Durchmesser auf eine kurze Strecke bis zu der unvermittelt eintretenden Erweiterung des Kanals in die blind geschlossene Lagena bei. Für diesen kurzen, intercalirten, verengten Bezirk habe ich im beschreibenden Theil den Namen Isthmus basilaris vorgeschlagen und behalte ihn auch hier bei: er stellt das Uebergangsstück der Pars basilaris in die Lagena dar. In demselben Stadium zeigt aber auch die Pars basilaris keine einheitliche Krümmung. Der Krümmungsradius nimmt gegen das untere Ende des Rohres rasch ab und beträgt am Isthmus nur 0,2 mm. Das obere Ende der Pars basilaris ist in Stadium 47 durch eine winklige Umbiegung gegen den Sacculus hin begrenzt, der Winkel beträgt hier in der Ansicht von vorn oben 160°. Es entspricht diese Stelle der in späteren Stadien scharf ausgeprägten Grenze zwischen Ductus reuniens und Pars basilaris.

In Stadium 48 kann die Pars basilaris in drei Abschnitte gegliedert werden, wobei die Unterscheidung der beiden oberen nach ihrer Verlaufsrichtung, des dritten, unteren nach seinem geringen Umfange ge-

troffen wird (Taf. III, Fig. 19). Der oberste Abschnitt ist unter einem Winkel von 100° an den Ductus reuniens angeschlossen. Er verläuft in einer Länge von 1 mm nach vorn, ein- und abwärts und geht in den zweiten, 0,9 mm langen Abschnitt, dessen Längsaxe von hinten nach vorn gerichtet ist, continuirlich über. Diese beiden Abschnitte tragen die Papilla basilaris, die Nervenendstelle der Pars basilaris. Der Krümmungsradius des oberen Abschnittes beträgt ungefähr 1 mm, der des zweiten 0,8 mm. Der Uebergang in den dritten Abschnitt, Isthmus lagenae, ist durch eine rasch zunehmende Verengung des häutigen Rohres bis auf 0,2 mm äusseren Durchmesser dargestellt. Wie in den vorhergehenden Stadien ist der Isthmus lagenae der Lagena selbst angeschlossen. Der Krümmungsradius im Isthmus lagenae beträgt 0,3 mm.

In Stadium 51 zeigt die häutige Pars basilaris Rohrform mit abgeplatteter hinterer Fläche und mittlerem Umfang von 1 mm. Der Umfang stimmt mit dem der Bogengänge überein. Nach ihrem Verlaufe zerfällt sie in zwei Abschnitte, in einen proximalen, der, gestreckt gedacht, 3 mm lang und nach grossem Radius (2,7 cm) gekrümmt ist, nach oben wenig concav verläuft und nach vorn, unten, abwärts gerichtet ist. Der zweite, distale Theil ist 2,2 mm lang, nach einem Radius von 1,1 cm gekrümmt und verläuft nach auf- und vorwärts, in seinem distalen Endstück nach auf- und rückwärts. An das proximale Ende der Pars basilaris sind der Vorhofblindsack und Ductus reuniens angeschlossen. Am distalen verjüngt sich die Pars basilaris mit einem äusseren Rohrumfang von 0,68 mm zu dem 0,12 mm langen Isthmus lagenae, an welchen die Lagena angeschlossen ist.

Die Lagena tritt zum ersten Male in Stadium 45 (somit gleichzeitig mit der Pars basilaris) als distales, blind geschlossenes Endstück der Pars inferior auf (Taf. I, Fig. 11, 12, *L*). In diesem Stadium resultirt die Lagena fast lediglich aus der geringen Aufwärtsbiegung des blinden Rohrendes gegenüber dem gestreckten Verlaufe des Mittelstückes. Mit der weiteren Entwickelung gewinnt die Lagena immer mehr die Form einer eiförmigen Blase, die durch eine umschriebene Einschnürung, Isthmus basilaris, eine exacte Abgrenzung gegen die Pars basilaris erhält und deren convexer Contour als gedachte Fortsetzung desselben Contours der Pars basilaris das untere Ende der Pars inferior schneckenförmig aufgerollt erscheinen lässt. Diese Aufrollung präsentirt sich in Stadium 46 als halbe Windung von 0,08 cm mittlerem Krümmungsradius. In Stadium 47 ist hier bereits eine Dreiviertelwindung vorhanden, die sich erhält und im Laufe der späteren Entwickelung keine Zunahme mehr erfährt.

Die Lagena selbst zeigt bei ihrer Formentwickelung continuirliche Grössenzunahme in allen Axen bis auf 0,68 : 0,4 : 0,2 mm (grösster äusserer Durchmesser 1,2 mm) in Stadium 51.

Der Ductus endolymphaticus gehört entwickelungsgeschichtlich zu den ältesten Theilen des Labyrinthes. Er ist schon im Stadium 40, in dem jüngsten der mir vorgelegenen Stadien, deutlich ausgeprägt, zeigt annähernd die Form einer Halbkugel und ist hinten und innen an den oberen Theil des Hörbläschens angeschlossen. Seine Insertionsfläche ist annähernd kreisrund und besitzt 0,55 mm Umfang. Das dünne, obere Ende des Kanals wird vom oberen Hörblasenpol überragt (Taf. I, Fig. 1, 2, *De*). In Stadium 41 hat sich der Ductus endolymphaticus gegenüber dem Vorstadium nur wenig verlängert. Doch zeigt das Rohr eine geringe Abflachung von innen nach aussen und inserirt mit breiter Basis an der medialen Fläche der Labyrinthblase in mittlerer Höhe derselben. Der obere Hörblasenabschnitt reicht viel weiter nach rückwärts als das obere Ductusende (Taf. I, Fig. 3, 4, *De*). In Stadium 42 ist der Ductus endolymphaticus 0,03 mm lang, er überragt mit seinem oberen Ende bedeutend den oberen Contour der Labyrinthblase und stellt einen schlanken Fortsatz von elliptischem Querschnitt, entsprechend einer mediolateralen Abflachung des Kanals, dar (Taf. I, Fig. 7, 8, *De*). In Stadium 43 verbreitert er sich, 0,35 mm lang, gegen sein oberes, abgeplattetes Ende und mündet in diesem wie auch in den nächstfolgenden Stadien in mittlerer Höhe in den Saccus communis (Taf. I, Fig. 7, 8, *De*).

In den nächstfolgenden Stadien zeigt der Ductus endolymphaticus eine allmähliche Längenzunahme (Stadium 44 : 0,39 mm, Stadium 45 : 0,47 mm, Stadium 46 0,55 mm) bis (Stadium 47) auf 0,75 mm. Er verläuft im Raume parallel zum Sinus utricularis superior, demselben sehr nahe gelegen, später kreuzt er ihn unter spitzen Winkel und ist in Stadium 48 mit dem genannten Sinus in einem gemeinsamen Knorpelkanal untergebracht. Am oberen Ende allmählich verbreitert, verjüngt er sich gegen die Uebergangsstelle in die beiden Vorhofssäckchen. An seiner breitesten Stelle misst er in Stadium 47 : 0,3 : 0,07 mm. Nur der den Säckchen unmittelbar benachbarte Theil zeigt Kanalform, der übrige die eines abgeplatteten Sackes, eine scharfe Grenze des Ductusabschnittes gegen den Saccus ist jedoch noch nicht vorhanden. Dieser letztere tritt in dem nächstfolgenden Stadium (Stadium 48) ein, in welchem ein 0,14 mm langer Ductus endolymphaticus (0,1 mm äusserer Durchmesser) gegen den ziemlich umfangreichen Saccus endolymphaticus (0,76 mm lang, 0,6 mm hoch, 0,1 mm in mediolateraler Riehtung breit) vollkommen geschieden werden kann. Die Längsaxe des Ductus und Saccus endolymphaticus verläuft in fast rein horizontaler Richtung und in der Ebene der Längsaxe des Sacculus. So kommt es, dass bei geeigneter Schnittrichtung (Sagittalserie) die Lumina der drei genannten Theile im Zusammenhange in einem einzigen Schnitte getroffen erscheinen (Taf. VII, Fig. 50a) und sich eine gewisse gestaltliche Zusammengehörigkeit des Ductus und Saccus endolymphaticus und des Sacculus im Plattenmodell ergiebt derart, dass sich jetzt der Ductus endolymphaticus in den Sacculus öffnet, während der Utriculus an beide seitlich (lateral) angeschlossen erscheint. An der entsprechenden Stelle erscheint der Sacculus gegen den Ductus endolymphaticus füllhornartig ausgezogen.

Der Ductus endolymphaticus (ohne Saccus) ist in Stadium 51 : 0,24 mm lang, im Querschnitt bei 0,12 mm äusserem Durchmesser annähernd kreisrund. Er geht vor der Kreuzung mit dem Sinus utricularis superior in den verbreiterten Saccusbezirk unter plötzlicher, sackartiger Erweiterung über. In den topographischen Verhältnissen zeigt sich in diesem Stadium vollkommene Uebereinstimmung mit Stadium 48.

Der Canalis utriculo-saccularis (Taf. III, Fig. 22; Taf. IV, Fig. 26, *Cus*) geht aus der allmählichen Differenzirung des Utriculus und Sacculus hervor. Der Ductus endolymphaticus mündet, wie erwähnt, in frühen Stadien an der medialen Fläche des Saccus communis in mittlerer Höhe. Später tritt an der lateralen Labyrinthwand eine Furche auf (Taf. IX, Fig. 10), welche zunächst zur Abgrenzung der Pars superior gegen die Pars inferior, später zur Isolirung des Utriculus gegen den Sacculus führt, und deren Tiefe nach der Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus gerichtet ist. So ist es zu erklären, dass der Ductus endolymphaticus in den späteren Stadien (Stadium 45 und 46) sich an seiner Uebergangsstelle in den Vorhof scheinbar gabelt und mit beiden Säckchen in Communication tritt. Während aber weiterhin der Durchmesser der Communicationsöffnung des Ductus endolymphaticus mit dem Sacculus keine Verkleinerung erfährt, und die beiden Theile mit ihrer Längsaxe in eine gemeinsame Ebene rücken, verjüngt sich die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus immer mehr, und es resultirt schliesslich ein sehr dünner, kurzer Kanal, der am Beuteljungen und auch am Erwachsenen die einzige Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus, d. h. zwischen Pars superior und inferior labyrinthi darstellt und den Utriculus als seitlichen (lateralen) Anhang des Sacculus erscheinen lässt. Der Canalis utriculo-saccularis ist in Stadium 51 0,09 mm lang und zeigt 0,05 mm äusseren Durchmesser.

c) Vergleich der Formentwickelung des inneren Ohres der *Echidna* mit dem der höheren Säugethiere.

Im Vergleich zur Formentwickelung des Labyrinthes höherer Säuger weist das Labyrinth von *Echidna* eine ganze Reihe charakteristischer Unterschiede auf. Schon in dem jüngsten vorliegenden Stadium (40)

zeigt sich die Labyrinthblase nach abwärts stumpf contourirt, während in einem analogen höheren Säugerstadium[1]) die Labyrinthblase sich caudalwärts entsprechend der späteren Pars inferior zuspitzt. Während in derselben Altersstufe (dem *Echidna*-Stadium 40 entspricht nach der übrigen Körperentwickelung ungefähr ein Meerschweinchenembryo von 5,5 mm Länge) der Ductus endolymphaticus beim Meerschweinchen den Saccus communis nach aufwärts überragt, nimmt bei *Echidna* der obere Rand des Saccus communis den höchsten Punkt der Labyrinthanlage ein. Während der zunächst folgenden Stadien (41—43) fällt vor allem auf, dass bei *Echidna* die Labyrinthblase sich im Wesentlichen in occipitofrontaler Richtung vergrössert, während zu dieser Zeit beim höheren Säugethier in diesem Stadium vor allem die craniocaudale Richtung für das Längenwachsthum der Labyrinthblase in Betracht kommt.

Die Andeutung der Theilung des Saccus communis in Pars superior und inferior, die bei *Echidna* zum ersten Male im Stadium 42 auftritt, scheint sich hier etwas früher einzustellen als bei den höheren Säugethieren. Während aber bei diesen letzteren der der Pars inferior entsprechende Fortsatz zunächst rein nach abwärts gerichtet ist, verläuft derselbe Fortsatz bei *Echidna* fast vollkommen horizontal nach vorne und einwärts. Bemerkenswerth ist auch, dass sodann bei *Echidna* der körperliche Winkel, der eine schärfere Trennung der Pars superior gegen die Pars inferior ermöglicht, zunächst am vorderen Theile der Labyrinthblase zwischen dem späteren Utriculus und Sacculus, bezw. Recessus utriculi und Processus utricularis sacculi auftritt, während sich beim Meerschweinchen zu allererst am hinteren Contour der Hörblase, und zwar zwischen der späteren hinteren Ampulle und dem Sacculus eine Einkerbung herstellt.

In der primordialen Form der Pars inferior stimmt die *Echidna* mit den höheren Säugern darin überein, dass bei beiden der häutige Fortsatz von aussen nach innen abgeplattet ist und somit elliptischen Querschnitt zeigt. Während aber bei den höheren Säugern der Fortsatz bis nahe an sein unteres, blindes Ende fast gleich weit verläuft, verjüngt sich der Fortsatz bei *Echidna* von seiner Basis an allmählich, woraus eine ursprüngliche Kegelform für die Pars inferior resultirt. Die Ablenkung der geradegestreckten Pars inferior in eine mehr weniger spirale Krümmung scheint bei *Echidna* zu gleicher Zeit aufzutreten wie bei den höheren Säugern.

Die Pars superior hat in den ersten Stadien der Entwickelung bei *Echidna* ungefähr die gleichen Gestaltsänderungen zu durchlaufen wie bei den höheren Säugern. Als charakteristisch wäre nur hervorzuheben, dass das Vorder- und Hinterende der gemeinsamen Bogengangfalte sehr bald die Form der vorderen und hinteren Ampulle markirt, und dass die laterale Bogengangtasche im Laufe ihrer Vergrösserung eine viel schärfere Begrenzung gegen den Utriculus gewinnt, als es am Meerschweinchen jemals der Fall ist.

Was die Lage der Bogengangfalten zu einander anlangt, so scheint die laterale Bogengangfalte bei *Echidna* der oberen Falte relativ näher gelegen; wie bei den höheren Säugern wird das Gebiet des späteren hinteren Bogenganges durch laterales Abweichen des hinteren Theiles der Plica semicircularis communis zu einer Zeit vor dem Durchbruche der halbzirkelförmigen Kanäle bestimmt. Was den Durchbruch selbst anlangt, so bieten die vorliegenden *Echidna*-Stadien nicht so viel Detailbeobachtungen, als ich bei *Cavia* machen konnte. Im Stadium „etwas älter als 43" sind die Bogengangtaschen noch vorhanden, in dem darauf folgenden Stadium 44 alle 3 Bogengänge bereits aus den Taschen hervorgegangen. Nach dem von den Bogengängen jedoch umlaufenen Raume muss wohl die Reihenfolge des Durchbruches die gleiche sein wie bei den höheren Säugern, demzufolge der obere Bogengang als der älteste, der laterale als der jüngste erscheint.

1) Ich ziehe hier zum Vergleiche vor allem das Labyrinth des Meerschweinchens heran, dessen Entwickelungsgang ich eingehend studirt habe (Lit. No. 5).

Wie beim typischen Säugethier geht der Durchbruch rasch von statten. Die Stadien etwas älter als 43 und 44 sind von einander um kaum mehr als 1,5 mm verschieden, und in ganz analoger Weise ergiebt ein Meerschweinchenembryo von 10 mm noch intacte Bogengangtaschen und ein solcher von 11,5 mm bereits vollzogenen Durchbruch aller 3 Bogengangtaschen.

In der Lage im Kopfe und in der topischen Beziehung zum Saccus communis gewinnt der Ductus endolymphaticus in den Stadien 41—43 immer mehr Aehnlichkeit mit dem Ductus endolymphaticus der höheren Säuger. Er erstreckt sich nach auf- und rückwärts und überragt weit den oberen Rand der Labyrinthblase.

In den nächstfolgenden Stadien übertrifft die Pars inferior der *Echidna* bei weitem die Pars superior an Ausdehnung, ja in dem Stadium, in welchem die Bogengänge zum ersten Male auftreten (Stadium 44), erscheint die Pars superior fast lediglich als ein an die Labyrinthblase angesetzter Anhang, und der weitaus grössere Theil des Labyrinthes wird durch die Pars inferior repräsentirt. An höheren Säugern von ungefähr gleichem Alter ist fast das entgegengesetzte Verhalten zu constatiren, derart, dass die Pars superior mit den Bogengängen den grösseren Theil des Labyrinthes ausmacht. Im weiteren Entwickelungsverlaufe erhalten die Bogengänge, die sich in ihrer ersten Anlage bei *Echidna* von den Bogengängen der höheren Säuger nur in geringem Grade unterscheiden, charakteristische bleibende Unterschiede. Sie erreichen, auf die Theile des Kreisumfanges bezogen, eine grössere Längenausdehnung als die Bogengänge der höheren Säuger und stimmen auch in ihrer Lage zu einander mit der Topographie der häutigen Bogengänge der höheren Säuger nicht vollständig überein. So beträgt im Stadium 51 die Länge des oberen Bogenganges etwa einen Halbkreis, die des lateralen $^5/_8$, die des hinteren Bogenganges fast $^3/_4$ des Kreisumfanges, während sich in einem entsprechenden Stadium des Meerschweinchens, das sich unter den höheren Säugethieren noch durch relativ lange Bogengänge auszeichnet, für den oberen Bogengang etwa $^3/_8$, für den lateralen und hinteren Bogengang die Länge eines Halbkreises ergiebt. Auch in der besonders am hinteren und lateralen Bogengange ausgeprägten Flächenkrümmung unterscheiden sich die halbzirkelförmigen Kanäle der *Echidna* von denjenigen der höheren Säuger, bei welchen diese Krümmung entweder vollständig fehlt oder wenigstens am hinteren Bogengange nur gering ausgebildet ist. Am lateralen Bogengange wird allerdings an manchen Säugern und besonders schön beim Menschen Flächenkrümmung vorgefunden, die sich jedoch lediglich darin ausdrückt, dass der Bogengangscheitel tiefer im Raume gelegen ist als die Bogengangenden. Bei *Echidna* hingegen resultirt aus der Flächenkrümmung sowohl am lateralen als am hinteren Bogengange eine S-Form.

In dem Längenverhältniss der Bogengänge zu einander stimmt die *Echidna* mit den höheren Säugethieren nicht überein: bei *Echidna* erscheinen der laterale und hintere Bogengang unter einander gleich lang (im Stadium 51, an der Convexität gemessen, 2,8 mm), der obere Bogengang ist etwas kleiner (2,6 mm). Beim Meerschweinchen finde ich den oberen und äusseren Bogengang in analogen Stadien der Entwickelung länger als den hinteren Bogengang.

Die Ampullen und Sinus utriculares zeigen bei *Echidna* gegenüber den höheren Säugern kaum bemerkenswerthe Unterschiede. Dieselben beschränken sich auf die hintere Ampulle, die bei *Echidna* etwas länger erscheint als die beiden anderen Ampullen und (wenigstens in den jungen Stadien) Flaschenform aufweist.

Die beiden Vorhofsäcke entwickeln sich nach den vorliegenden Stadien bei *Echidna* nach demselben Mechanismus wie bei den übrigen Säugethieren: Es treten zuerst der Recessus utriculi (Sinus utricularis anterior) sowie der Sinus utricularis sacculi in Erscheinung, während die Säcke selbst viel später, entsprechend dem langsam fortschreitenden gegenseitigen Abschnürungsprocesse, ihre typische Gestalt

erhalten. Auch in der Formentwickelung des Saccus und Ductus endolymphaticus und des Canalis utriculosaccularis zeigt die *Echidna* Uebereinstimmung mit dem höheren Säugertypus. Der Ductus reuniens und der Vorhofblindsack treten bei *Echidna* ungefähr in der gleichen Entwickelungsperiode auf wie bei den höheren Säugethieren. Die bleibende Form des Ductus reuniens wird wie bei diesen durch allmähliche Verlängerung und Verengerung des Kanals gewonnen, und der vollkommen entwickelte Kanal unterscheidet sich nach seinem Typus gar nicht von dem Ductus reuniens der höheren Säuger. Der Vorhofblindsack steht in seiner Ausdehnung bei *Echidna* dem der höheren Säugern nach.

Im übrigen Theil der Pars inferior, in der Pars basilaris und Lagena, zeigen sich die fundamentalen Formunterschiede des Ohrlabyrinthes der *Echidna* gegenüber dem der höheren Säuger. Während bei den letzteren schon frühzeitig die Spiraldrehung des unteren Endes der Pars inferior auftritt und etwa beim Meerschweinchen zur Zeit, zu welcher die Bogengangtaschen vollkommen durchbrochen sind, das ganze Bild vom Schneckenfortsatz beherrscht wird, verläuft dieser Theil der Pars inferior bei *Echidna* nur gerade mit angedeuteter, nach aufwärts gerichteter Concavität. Die Spiraldrehung des unteren Endes selbst findet in einem $^3/_4$-Windungszuge den Abschluss ihrer gestaltlichen Entwickelung. Im Uebrigen ist die Pars inferior im ganzen bedeutend kürzer als bei den höheren Säugethieren (für diese eine mittlere Schneckenlänge von 2,5 Windungen vorausgesetzt). In der Umformung der Querschnittsform von der Ellipse zum Kreis und davon zum mehr weniger exact ausgeprägten Dreieck stimmt die Pars basilaris der *Echidna* mit der der höheren Säuger überein. In der Ausbildung des Isthmus lagenae und der Lagena selbst bleibt sie von ihnen vollkommen verschieden. Der bei den höheren Säugern von manchen Autoren als Lagena bezeichnete Kuppelblindsack geht lediglich aus der allmählichen Erweiterung und blinden, oberen Endigung des Ductus cochlearis hervor, während die Lagena bei *Echidna* Birn- oder Säckchenform zeigt und durch einen eingeschnürten Bezirk (Isthmus lagenae) von der Pars basilaris gestaltlich begrenzt wird.

d) Vergleich der Formentwickelung des inneren Ohres der *Echidna* mit dem der Vögel und Reptilien.

Die Formentwickelung des Labyrinthes der *Echidna* kann mit der des Vogellabyrinthes nur in den Grundzügen verglichen werden, nachdem entsprechend eingehende Untersuchungen über die Formentwickelung des Vogellabyrinthes (etwa mit Plattenconstructicn der einzelnen Stadien) derzeit nicht vorliegen [1]. In der relativen Länge der Bogengänge zeigt das *Echidna*-Ohr Aehnlichkeit mit dem der Vögel. Bei beiden sind die Bogengänge auffallend lang, und entspricht die Krümmungslinie mehr weniger $^3/_4$ eines Kreisumfanges. Im Krümmungsverlaufe und Lageverhältniss unterscheiden sich hingegen die Bogengänge von *Echidna* vollkommen von denen der Vögel: Während bei *Echidna* die Krümmungslinie der Bogengänge Kreisabschnitten entspricht, sind die Bogengänge wenigstens bei manchen Vogelarten (*Mergus merganser*, *Coluuba domestica*) am Krümmungsscheitel etwas abgeflacht. Topographisch sind die Bogengänge bei *Echidna* derart gelegen, dass ihre Ebenen annähernd einen nach aussen geöffneten, körperlich rechten Winkel einschliessen, ohne dass die Bogengänge selbst einander im Raume überschneiden. Bei den Vögeln hingegen überschneidet der hintere Bogengang den lateralen, und wird selbst vom oberen

1) Die Abhandlung von P. Röthig und Th. Brugsch: Die Entwickelung des Labyrinthes beim Huhn (Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIX, 1902) ist nach Abschluss meiner Arbeit erschienen und hat in Folge dessen leider nicht mehr berücksichtigt werden können.

Bogengang überschnitten. Es resultirt danach ein Lageverhältniss, das für das Vogellabyrinth vollkommen charakteristisch ist und dadurch zu Stande gekommen gedacht werden kann, dass der Sinus utricularis superior mit dem mit ihm verbundenen Bogengangende um fast 90° nach vorn und innen um seine Längsaxe gedreht worden ist.

In Grösse und Lage der Vorhofsäcke zeigt die *Echidna* auffallende Aehnlichkeit mit den Vögeln. Die Säcke sind verhältnissmässig klein, wobei allerdings das analoge Verhalten bei den Vögeln durch die enorme Entwickelung der Bogengänge noch mehr ins Auge fällt.

Der Sinus utricularis anterior (Recessus utriculi) ist bei den Vögeln kleiner als bei *Echidna*, die beiden anderen Sinus (utricularis superior und inferior) sind kürzer, dafür aber, besonders der Sinus utricularis inferior bei den Vögeln weiter als beim Stacheligel. Der Sacculus der Vögel entspricht in seiner Gestalt dem der *Echidna*, er ist jedoch verhältnissmässig kleiner, desgleichen der Ductus reuniens. Dieser letztere ist bei *Echidna* im histologischen Bau vollkommen vom Ductus reuniens der Vögel verschieden: bei den Vögeln tritt an der oberen Wand des Ductus reuniens noch vor dem Uebergange dieses Kanales in die Pars basilaris ein Tegmentum vasculosum auf, das sich bei den Vögeln noch von der Pars basilaris her auf den Ductus reuniens erstreckt, während der Ductus reuniens der *Echidna* im geweblichen Bau vollkommen dem Säckchentypus entspricht. Der Vorhofblindsack, den *Echidna* besitzt, fehlt den Vögeln.

Die Pars basilaris zeigt bei *Echidna*, genau genommen, lediglich in frühen Stadien (besonders im Stadium 44 (Taf. I, Fig. 11, 12) in ihrer Gestalt Uebereinstimmung mit dem Vogeltypus. Später wird bei *Echidna* ihre Krümmung, wenn sie auch bei weitem nicht den höheren Säugertypus, also Schneckengestalt erreicht, doch viel bedeutender als bei den Vögeln, bei welchen die Pars basilaris nur gerade merklich nach aufwärts concav gekrümmt ist. Der Isthmus lagenae ist bei *Echidna* gestaltlich vollkommen deutlich entwickelt, und die verengte Partie des häutigen Rohres, aus welcher er sich topographisch ableitet, ist bei *Echidna* gegen die Umgebung schärfer abgesetzt als bei den Vögeln.

Die Lagena der Vögel deckt sich in Lage und Gestalt am vollkommensten gleichfalls nur mit Embryonalstadien von *Echidna* (44) [Taf. I, Fig. 11, 12], in welchen sie bei beiden fast in gradliniger Fortsetzung an die Pars basilaris angeschlossen ist. Während aber dieses Verhalten auch für den erwachsenen Vogel gilt, nimmt die Lagena bei *Echidna* in den späteren Embryonalstadien und in den Stadien der Beuteljungen immer mehr an der Rohrkrümmung theil, die bei *Echidna*, besonders am distalen Theile des Basilarrohres, ausgesprochen ist. Und so erfährt durch die Lagena bei *Echidna* nicht bloss die absolute Länge, sondern auch die Krümmungslänge der Pars inferior eine Zunahme.

Auffallend erscheint es, dass bei manchen Vögeln (nach den Abbildungen von Retzius am schönsten bei *Nucifraga caryocatactes*) die Lagena durch eine, wohl nicht circuläre, jedoch an der oberen Rohrwand scharf einspringende Furche (Isthmus lagenae) von der Pars basilaris geschieden ist, worin sich in der Begrenzung der Lagena gegen die übrige Pars inferior, wenigstens für diesen Vogel, vollkommene Uebereinstimmung mit der *Echidna* zeigt.

Von einem Vergleiche der Formentwickelung des *Echidna*-Labyrinthes mit dem Labyrinthe der Reptilien will ich absehen, nachdem ja, worauf übrigens schon Retzius ausdrücklich hinweist, bei den Reptilien verschiedene, zum Theil von einander grundsätzlich differente Typen der Labyrinthform gefunden werden, so dass mit Rücksicht auf die Gestalt des membranösen Labyrinthes von einem „Reptilientypus" überhaupt nicht gesprochen werden kann.

Die Gewebsentwickelung des Labyrinthes von Echidna.

a) Allgemeine Gewebsentwickelung des epithelialen Labyrinthes.

Ueber das Verhalten des epithelialen Labyrinthbläschens zur Zeit seines ersten Auftretens liegen mir keine Präparate vor. Im Stadium 40, welches bei meiner Untersuchung das jüngste Stadium repräsentirt, besteht die Epithelwand der bereits allseits geschlossenen Blase an der Vorder-, Hinter- und Innenwand der Blase aus einem vielreihigen, 24 μ hohen Cylinderepithel, das am Uebergange in die anderen Wandtheile rasch an Höhe verliert und in ein 7 μ hohes, einfaches Cylinderepithel, das die Labyrinthblase im Uebrigen auskleidet, sich fortsetzt. Schon in diesem Stadium zeigt das Epithel einen linearen, stark lichtbrechenden Lumenrand. In der Nähe des Randes, seltener in der Tiefe sind Kerntheilungsfiguren zu finden. In der Region des einfachen, 7 μ hohen Cylinderepithels (laterale Bläschenwand) zeigen die Kerne, entsprechend der dichten Lage der Zellen, Spindelform und stehen in manchen Partien in einfacher, basaler Reihe. Stellenweise sind die Kerne der verschiedenen Zellen über einander gelegen, so dass sich aus der einzigen, mehrfach unterbrochenen Reihe unregelmässig verlaufende 2—3 Kernreihen ergeben. Den grössten Kernreichthum besitzt das vielreihige, 24 μ hohe Epithel, in welchem die Kerne Spindelform zeigen, dicht gestellt sind und unregelmässige, fünf- bis sechsfache Kernreihen formiren. Nur in einzelnen Regionen ergiebt sich im Bereiche des hoch-cylindrischen Epithels eine kernfreie Lumenrandzone, die spärliche, in Theilung befindliche Kerne enthält. Die beiden genannten Epithelarten führen unter mannigfachen späteren Veränderungen zu den zwei Hauptepithelformen des Labyrinthes, zum Neuroepithel, das sich aus dem vielreihigen und kernreichen Epithel entwickelt, und zu den rein epithelialen Wandtheilen, die aus dem einfachen Cylinderepithel unter allmählicher Abflachung dieses Epithels hervorgehen. Als besondere protoplasmatische Bildungen sind die Haarfortsätze aufzufassen, welche vor allem im Bereiche des Neuroepithels ungefähr einem Viertel aller vorhandenen Zellen, den sogenannten Haarzellen, d. h. den Neuroepithelzellen im engeren Sinne, zukommen. Es muss aber bemerkt werden, dass in jungen Stadien (Stadium 41, 42) entsprechend der ganzen Lumenfläche der Labyrinthblase sich der Lumenrand das Epithels mit mehr weniger haarartigen oder keulenförmigen Fortsätzen bekleidet vorfindet. Die Haarfortsätze stimmen in den späteren Stadien in ihrem feinsten Aufbau mit denjenigen der höheren Säugethiere überein, wonach jeder Haarfortsatz aus einer Summe (10—30) von Einzelhaaren zusammengesetzt erscheint, von welchen der axiale Faden der längste ist, und deren Länge nach der Peripherie zu abnimmt. An seiner Insertionsstelle verbreitert sich der Haarfortsatz ein wenig, ein Verhalten, nach welchem dem Anscheine nach jeder der Haarfortsätze sich mit einer besonderen Fussplatte ausgestattet darstellt. Die Haarfortsätze sind in ihrem unteren Theile in allen Regionen des Neuroepithels in der Verlängerung der Längsaxe ihrer zugehörigen Neuroepithelzelle gelegen. Die peripheren, in das Lumen vorgestreckten Haarfortsätze sind an jeder einzelnen Nervenendstelle nach dem Centrum der Nervenendstellen gerichtet und convergiren somit gegen die Mitte des Neuroepithelfleckes.

Die histologischen Veränderungen, welche, in bestimmter Reihenfolge ablaufend, zur Entstehung des typischen Neuroepithels aus dem ursprünglichen vielreihigen Cylinderepithel führen, beginnen mit der Formirung einer protoplasmatischen Lumenrandzone, in welcher bis auf wenige, in Theilung begriffene Kerne keine Zellkerne gefunden werden. Auf diese Abrückung aller Zellkerne des vielreihigen Epithels vom Lumenrand des Epithels gegen die Epithelbasis folgt eine Umordnung der Kerne derart, dass aus den vielfachen, unregelmässigen Kernreihen sich zwei Kernreihen formiren, von welchen die eine aus dicht gestellten, spindelförmigen, stark tingirten Kernen, die andere aus kugeligen (bläschenförmigen), hell ge-

färbten, wenig dicht gelagerten Kernen besteht. Die erstgenannte Kernreihe gehört den Stützzellen des Neuroepithels an und verläuft an der Epithelbasis, die zweite enthält die Kerne der Haarzellen und ist in mittlerer Epithelhöhe gelegen. Nach den histologischen Bildern gelange ich, wie seiner Zeit bei den Untersuchungen höherer Säugethiere, zur Ansicht, dass das Auftreten der beiden Kernreihen, mit anderen Worten, die Differenzirung der Stütz- und Haarzellen in dem vielreihigen Epithel mit der Herstellung einer continuirlichen faserigen Verbindung zwischen Ganglionanlage und Neuroepithelanlage eintritt. Man kann auch bei *Echidna* sehen, dass die beiden Kernreihen, welche die eben erwähnte Differenzirung zeigen, dort zu allererst entstehen, wo sich eine innige Verbindung zwischen dem Ganglion octavum und den Wandtheilen der Labyrinthblase hergestellt hat.

Sehr schön lässt sich bei *Echidna* in älteren Stadien das Verhalten der Stütz- und Haarzellen studiren. Auf weite Strecken sind die Stützzellen an den histologischen Präparaten in distincter Gestalt erhalten und noch an Schnitten von 20 μ Dicke gestaltlich gut isolirbar. Die peripheren Nervenfasern selbst lassen sich nach den verwendeten Färbemethoden nur bis in die Epithelbasis verfolgen. Ueber ihren Zusammenhang mit den Haarzellen kann nichts ausgesagt werden. Während des Wachsthums des Neuroepithels finden sich die Kerntheilungsfiguren fast nur in dem sonst kernfreien Lumenrand gelegen. Es ergiebt sich danach, dass die Kerne nach ihrer Theilung wieder den Lumenrand des Epithels verlassen. Ich habe das gleiche Verhalten bei höheren Säugern feststellen können, und auf p. 37 meiner einschlägigen Arbeit (5) eingehend besprochen. Diese Thatsachen bei *Echidna* bilden also gleichfalls eine Bestätigung der Ansicht Altmann's (10), dass alle Ausstülpungen des Ektoderms und Entoderms sowie diese selbst, wo sie eine einfache Zelllage haben, fast ausschliesslich nur in derjenigen Schicht Kerntheilungen zeigen, welche der äusseren Seite des ehemaligen Ektoderms entspricht, d. h. an derjenigen, welche vom Mesoderm am weitesten abliegt. Ueber die interessanten Vorgänge der Kerntheilungen im Centralnervensystem und der Retina liegen Untersuchungen von Altmann (10), Koganei (22) und Merck (24, 25) vor. Es zeigt sich danach, dass im Grosshirn und in der Retina die Kerntheilungen in gleicher Kernposition vor sich gehen wie im Labyrinth. Siehe Ausführliches p. 37 der oben citirten Arbeit (5).

Wie bei den höheren Säugethieren findet sich bei *Echidna* an den Maculae der Vorhofsäcke eine Statolithenmembran mit Statolithen, an den Cristae ampullares eine Cupula.

Auch die homogenen, kugelförmigen, kernlosen Auflagerungen an der Lumenfläche der Epithelwand sind im ganzen Bereiche des Labyrinthes in den älteren Stadien der Beuteljungen und auch später bis zur erwachsenen *Echidna* in gleicher Form und Anordnung festzustellen wie bei den höheren Säugern.

Erwähnenswerth ist bezüglich der Genese der Haarfortsätze, dass in frühen Embryonalstadien Haarfortsätze in Form haar- oder keulenartiger Epithelfortsätze an der ganzen Lumenwand der Labyrinthblase gefunden werden (s. o.). Leider sind der Erhaltungszustand der Präparate und auch die verwendeten Färbungsmethoden nicht hinreichend, um Genaueres über diese in frühen Stadien auftretenden Fortsätze aussagen zu können. Ja, es ist nicht vollkommen auszuschliessen, dass es sich hierbei um Kunstproducte handelt und die wirklichen Haarfortsätze nur im Bereiche des Neuroepithels auftreten. Nimmt man aber an, dass die gefundenen Fortsätze in der That vorhanden sind, dann wäre daraus zu schliessen, dass ursprünglich bei *Echidna* das ganze, die Labyrinthblase zusammensetzende Epithel protoplasmatische Fortsätze besitzt. An denjenigen Stellen, an welchen es später zur Entwickelung der circumscripten Neuroepithelstellen kommt, entwickeln sich diese Fortsätze weiter zur definitiven Form der Fortsätze der Haarzellen, an den übrigen Stellen gehen sie zu Grunde. In der vorhandenen Literatur wäre für die letztgenannte Annahme ein Analogon zu finden: Joseph (21) hat an jungen Meerschweinchenembryonen gefunden, dass der

umschriebenen Anlage der CORTI'schen Membran im Ductus cochlearis ein Stadium vorausgeht, in welchem nicht nur der axiale Winkel des Ductus cochlearis, sondern der ganze Lumenrand von einer protoplasmatischen Decke überlagert erscheint, die den Epithelzellen unmittelbar anliegt. Aus dieser Membran entwickelt sich sodann später die CORTI'sche Membran und mindestens ein Theil der Membrana reticularis. Alles Uebrige erfährt noch während der intraembryonalen Entwickelung vollkommene Rückbildung. Bei *Echidna* würde es sich in der Anordnung der Haarfortsätze um ähnliche Vorgänge handeln, wie bei dieser besonderen Art der ersten Anlage der CORTI'schen Membran bei den höheren Säugethieren.

In mehreren Stadien der untersuchten *Echidnae* ergaben sich endlich auch typische Epithelformationen, wie ich sie bei den höheren Säugethieren und am Menschen beschrieben und abgebildet habe (9). Im Bereiche der Maculae und Cristae besteht die abnorme Lagerung in einem umschriebenen Defecte der Haarzellen (Taf. XV, Fig. 79; Taf. XXI, Fig. 100a). An einzelnen Stellen der genannten Nervenendstellen sind sodann zumeist in kleinen Kreisflächen nur Stützzellen vorhanden, die mehr weniger ein einfaches Cylinderepithel formiren. Die Stützzellen selbst nehmen dabei gegen das Centrum des atypischen Epithelfleckes an Höhe ab, so dass am Lumenrande des Epithels eine Einsenkung entsteht, die dem Ganzen etwa die Gestalt der Anlage einer acinösen Drüse verleiht. Nach der Epithelbasis begrenzt sie sich zumeist in gleicher Flucht mit dem übrigen Neuroepithel oder erscheint ein wenig convex nach abwärts vorgebuchtet. An einzelnen Stellen zeigen die Stützzellen in den atypischen Epithelflecken dieselben Eigenschaften wie die Stützzellen der Umgebung, an manchen aber unterscheiden sie sich von den letzteren durch auffallend helles Protoplasma, heller gefärbte und wohl auch grössere Kerne. Der Lumenrand an diesen Epithelflecken wird bei vollkommenem Fehlen der Haarfortsätze von der linearen Lumenrandzone gebildet, die auch im übrigen Neuroepithel die Grenzlinie des Epithels gegen das Lumen darstellt.

Andere atypische Formen finden sich in der directen Umgebung der Neuroepithelstellen und vereinzelt an den rein epithelialen Wandstellen in Gestalt subepithelial gelagerter kleiner Hohlkugeln, deren Wand von cylindrischem Epithel gebildet wird. Man muss annehmen, dass diese Kugeln nach dem Typus der embryonalen Abschnürung epithelialer Organe aus dem Wandepithel des Labyrinthes hervorgegangen sind (Taf. XV, Fig. 79b).

An der Pars basilaris finden sich atypische Epithelstellen, die durch circumscripten Defect der Haarzellen und durch besonders helle Tinction des Protoplasmas und der Kerne der vorhandenen Stützzellen gegenüber den Zellen der Umgebung charakterisiert sind (Taf. XVI, Fig. 80a, *a*, *b*).

Die rein epithelialen Wandtheile gehen aus der allmählichen Abflachung des ursprünglichen Cylinderepithels hervor. Die Abnahme der Zellhöhe ist in den einzelnen Stadien nicht für alle epithelialen Wandtheile gleich. Im Allgemeinen lässt sich nur sagen, dass unter Abnahme der Zellhöhe die Zellbasis breiter wird, die Kerne bläschenförmig werden und in mittlere Höhe der Epithelzellen zu liegen kommen. Was die Zahl dieser Zellen anlangt, so scheint sie schon früh ihren Abschluss zu finden, da schon in den letzten Embryonalstadien (Stadium 46) nur vereinzelte, in Theilung befindliche Zellkerne in den rein epithelialen Wandtheilen getroffen werden. In späteren Stadien (Stadium 51, junge *Echidna*) habe ich bei wiederholter genauer Durchsicht der lückenlosen Serien nur eine einzige Kerntheilungsfigur in der Region des Utriculus feststellen können (Taf. XV, Fig. 77). In demselben Stadium gelingt es aber, noch fast an jeder einzelnen Macula am Lumenrand des Neuroepithels in Theilung begriffene Kerne nachzuweisen. Es ergiebt sich daraus, dass die numerische Entwickelung der Zellen im

Bereich des Neuroepithels später ihren Abschluss erhält als in den rein epithelialen Wandabschnitten. Nimmt ein rein epithelialer Wandabschnitt im Laufe der allmählichen Abflachung des Wandepithels endlich Plattenepithelform an, so erfolgt mit der Umformung der Zellen, deren Basisdurchmesser bedeutend zugenommen hat, auch eine Umformung der Kerne. Im Plattenepithel erhalten die Kerne mehr weniger scheibenförmige Gestalt, wobei die Dicke der Scheibe zumeist geringer ist als die Epithelhöhe. Nur an einzelnen Stellen, an welchen das Epithel eine maximale Abflachung erfährt, so besonders an der Membrana vestibularis, ist der Dickendurchmesser der Kerne immer noch grösser als der des Protoplasmaleibes, so dass die Zellkerne bei dieser frei durch das Lumen gespannten Membran in das endolymphatische Lumen und in die Scala vestibuli prominiren.

Die histologischen Veränderungen, welche das Epithel der Pars basilaris im Laufe der Entwickelung erfährt, und besonders die Details der Gewebsentwickelung der Papilla basilaris sind in dem speciellen Capitel erörtert (S. 91).

b) Die Differenzirung der einzelnen Nervenendstellen des Labyrinthes aus der einheitlichen Neuroepithelanlage.

Im Stadium 40 besteht die Wand des Labyrinthbläschens aus zwei verschiedenen Abschnitten, von welchen der eine, kleinere, dem späteren sogenannten rein epithelialen Antheil und der grössere dem embryonalen Neuroepithel, der gemeinschaftlichen Anlage der Labyrinthnervenendstellen, entspricht. Der histologische Charakter dieser beiden verschiedenen Wandtheile ist im Epithelbau ausgeprägt: an den rein epithelialen Stellen findet sich schon in diesem Stadium (an der lateralen Wand der Labyrinthblase) ein 7 μ hohes Cylinderepithel, während an der Neuroepithelanlage vielreihiges Cylinderepithel nachzuweisen ist. Diese Neuroepithelanlage kann, wie man die Labyrinthblase in diesem Stadium als Saccus communis bezeichnet, Macula communis genannt werden.

Im Stadium 41 hat die Macula communis bloss weitere Ausdehnung besonders in den unteren Theilen des Labyrinthbläschens erfahren, und auch noch im Stadium 42 stellt die Neuroepithelanlage eine einzige Neuroepithelfläche dar, die allerdings in der Höhe der Begrenzung der Pars superior gegen die Pars inferior durch eine mässige Einschnürung unvollkommen in einen oberen und unteren Abschnitt getheilt ist (Textfig. 17).

Im Stadium etwas älter als 43 hat diese Isolirung der gemeinschaftlichen Neuroepithelanlage in zwei Abschnitte weitere Fortschritte gemacht, doch hängen die beiden Theile noch unter einander zusammen. Der obere Abschnitt zeigt annähernd kreisrunde Form, der untere die eines Neuroepithelstreifens, der sich an der medialen Wand der Pars inferior bis in das untere Ende derselben erstreckt (Textfig. 18).

Vollkommene Trennung der Neuroepithelanlage in einen oberen und unteren Abschnitt erfolgt erst im Stadium 45 (Textfig. 19). Sie tritt somit später ein als der Beginn der Entwickelung der Bogengänge aus den Bogengangtaschen. Der obere Abschnitt zeigt in diesem Stadium die Form einer Kreisfläche, an welche nach vorn, oben 2 kurze Neuroepithelstreifen angeschlossen sind. Diese Nervenendstelle entspricht dem vereinigten Neuroepithel des Utriculus und der beiden vorderen Ampullen. Während also in diesem Stadium die Ampullen gestaltlich bereits ziemlich gut isolirt sind, hängen ihre Nervenendstellen noch mit der Nervenendstelle des Utriculus zusammen. Die Nervenendstellenanlage in der Pars inferior umfasst zu dieser Zeit noch als einheitliche Anlage die Crista ampullaris inferior, die Macula sacculi, Papilla basilaris und Macula lagenae. Da in demselben Stadium auch noch die hintere Ampulle mit dem Sacculus communicirt, so stellt die Neuroepithelanlage in der Pars inferior

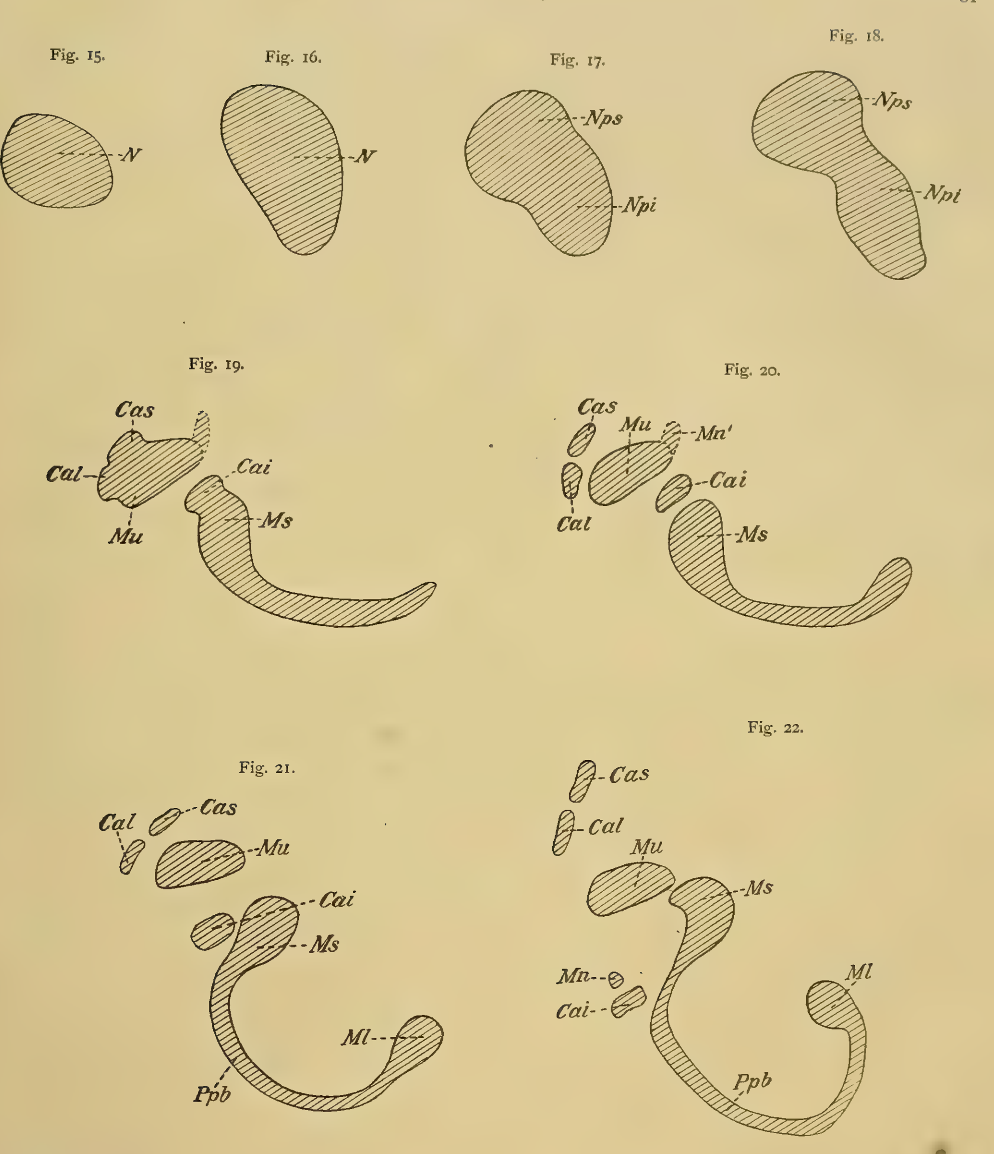
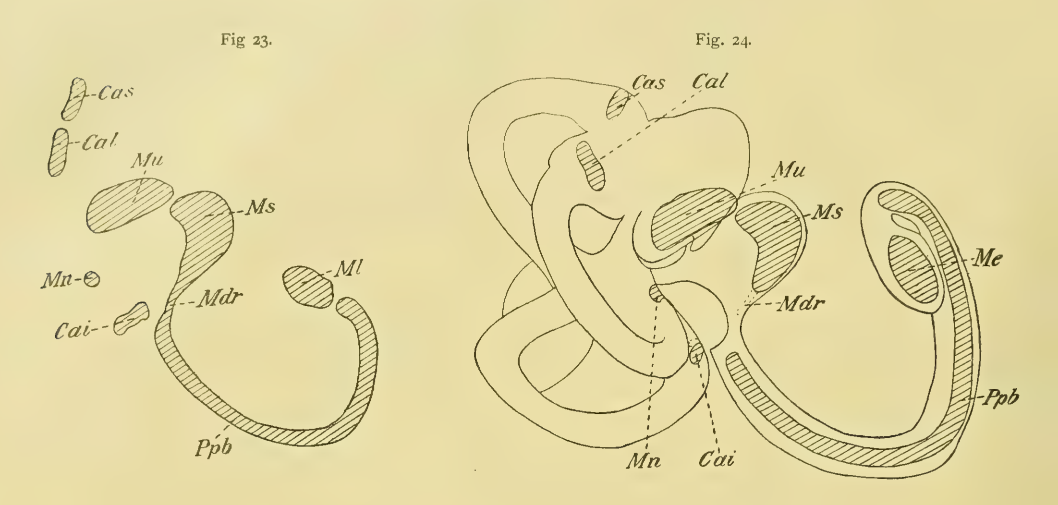


Fig. 15—24. Zur Entwickelung der einzelnen Nervenendstellen des *Echidna*-Labyrinthes aus der einheitlichen Neuroepithelanlage. *Cai* Crista ampullaris inferior; *Cal* Crista ampullaris lateralis; *Cas* Crista ampullaris superior; *Mdr* Maculaanlage im Ductus reuniens; *Ml* Macula lagenae; *Mn* Macula neglecta ampullaris; *Mn'* Macula neglecta utriculi (rudim.); *Ms* Macula sacculi; *Mu* Macula utriculi; *N* gemeinsame erste Neuroepithelanlage (Macula communis); *Npi* unterer Theil der gemeinsamen Neuroepithelanlage; *Nps* oberer Theil der gemeinsamen Neuroepithelanlage; *Ppb* Papilla basilaris. Fig. 23 u. 24 siehe nächste Seite.

einen Neuroepithelstreifen dar, der sich von der medialen Wand der hinteren Ampulle längs der ganzen medialen Wand der Pars inferior nach abwärts erstreckt bis in die Lagena, die in diesem Stadium zum ersten Male nach ihrer Form deutlich zu erkennen ist.

Fig 23. Fig. 24.



Im Stadium 46, dem letzten Embryonalstadium von *Echidna*, ist der obere Theil der Neuroepithelanlage in die drei definitiven Abschnitte (Macula utriculi, Crista ampullaris superior und Crista ampullaris lateralis) gegliedert (Textfig. 20). Bemerkenswerth ist aber, dass in diesem Stadium am unteren Ende des Ductus endolymphaticus an der medialen Wand dieses Kanales gleichfalls ein Neuroepithelstreifen nachzuweisen ist, der in seinem Bau vollkommen mit dem übrigen Vorhofneuroepithel übereinstimmt und nach abwärts in die Macula utriculi continuirlich fortgesetzt erscheint. An der unteren Neuroepithelanlage hat die Crista ampullaris inferior gleichfalls vollkommene Isolirung von der Umgebung erreicht. Im Uebrigen aber bildet die Neuroepithelanlage der Pars inferior noch einen zusammenhängenden Neuroepithelstreifen. Nach hinten, unten erscheint die Macula utriculi bis in die unmittelbare Nähe der Crista ampullaris inferior fortgesetzt, ist jedoch von ihr geweblich durch Zwischenschiebung eines einfachen, cubischen Epithelstreifens vollkommen getrennt.

An dem jüngsten Beuteljungenstadium (Stadium 47) zeigen die Nervenendstellen, die aus der oberen Anlage hervorgegangen sind, eine scharfe histologische Abgrenzung gegen das Wandepithel der Umgebung. Das Gleiche gilt von der Crista ampullaris inferior. Das Neuroepithel der Pars inferior stellt hingegen auch hier noch einen einzigen Epithelstreifen dar, der in der Entwickelung nicht so weit vorgeschritten ist als die Nervenendstellen der Pars superior (Textfig. 21).

Im Stadium 48, in welchem die häutige Pars inferior ihre einzelnen Abschnitte, vor allem Sacculus, Ductus reuniens und Pars basilaris in guter gestaltlicher Begrenzung erkennen lässt, zeigt auch die Nervenendstelle der Pars inferior eine entsprechende, allerdings nicht vollkommene Abgrenzung ihrer einzelnen Bezirke (Textfig. 22). Man kann hier nach der Form der einzelnen Theile ohne weiteres von der Macula sacculi, Papilla basilaris und Macula lagenae sprechen, doch hängen diese Neuroepithelstellen unterein-

ander noch zusammen, und es resultirt somit zwischen Macula sacculi und Papilla basilaris ein die beiden Nervenendstellen verbindender Neuroepithelstreifen, der über die mediale Wand des Ductus reuniens hinwegzieht und danach als Nervenendstellenanlage des Ductus reuniens zu deuten ist.

Von besonderer Wichtigkeit ist endlich das Auftreten einer isolirten Nervenendstelle (Macula neglecta) im Sinus utricularis inferior in diesem Stadium (Textfig. 22, *Mn*): an der vorderen Wand des Sinus utricularis inferior findet sich eine hügelförmige Epithelerhebung von 32 μ Höhe. In diesem Areal, das ovalen Contour zeigt, in fronto-occipitaler Richtung 130 μ, in medialer Richtung 100 μ misst, zeigt das Epithel den typischen Bau des Neuroepithels. Auch wird diese kleine Nervenendstelle von einem besonderen Nervenästchen versorgt. Die Nervenendstelle, die als Macula neglecta ampullaris zu bezeichnen ist, ist zwischen Macula utriculi und Crista ampullaris inferior gelegen und gegen diese beiden Nervenendstellen als selbständige Nervenendstellen scharf begrenzt. Die Frage, aus welchem Neuroepithel die genannte Macula neglecta hervorgeht, kann nach dem vorliegenden Material nicht vollkommen exact beantwortet werden. In dem vorhergehenden Stadium (Stadium 47) ist sie noch nicht vorhanden, und auch der ihr entsprechende häutige Theil, der Sinus utricularis inferior, ist gestaltlich noch nicht vollständig entwickelt. Im darauf folgenden Stadium (Stadium 48) dagegen erscheint sie bereits isolirt. Es fehlt also ein Zwischenstadium, an welchem diese Macula neglecta, die als besondere Nervenendstelle schon zu erkennen wäre, doch noch durch eine schmale Neuroepithelzone mit der Nervenendstelle zusammenhängt, aus welcher sie hervorgegangen ist, der Crista ampullaris inferior oder der Macula utriculi. Es ist nun allerdings schon oben erwähnt worden, dass die Macula utriculi sehr weit nach hinten und abwärts reicht, so dass man glauben könnte, dass die Macula neglecta aus dem hinteren Ende der Macula utriculi hervorgegangen sei, und in der Wirbelthierreihe ist ja eine Anzahl von Thieren bekannt, bei welchen nach der Lage die vorhandene Macula neglecta sich als abgeschnürter Bezirk der Macula utriculi kundgiebt. Trotzdem glaube ich, dass es sich bei der Macula neglecta der *Echidna* nicht um eine aus der Macula utriculi, sondern um eine aus der Crista ampullaris inferior hervorgegangene Nervenendstelle handelt. Ich stütze mich dabei vor allem darauf, dass der Nerv, welcher die Macula neglecta versorgt, sich als Ast des Nervus ampullaris inferior repräsentirt und im centripetalen Verlauf bereits unweit seiner Nervenendstelle in den Nervus ampullaris inferior einstrahlt. Man muss dann auch annehmen, dass die Macula neglecta aus dem vorderen, oberen Theile der Crista ampullaris inferior hervorgeht und somit aus dem oberen Pole der gemeinschaftlichen unteren Nervenendstellenanlage ihren Ausgang nimmt. Die Macula neglecta der *Echidna* würde danach in der Lage und dem Verlaufe des ihr angehörigen Nervenästchens vollkommen mit der Macula neglecta der Vögel übereinstimmen. (Ausführliches siehe im Abschnitt über die rudimentären Nervenendstellen der *Echidna*.)

Im Stadium 49 hängen die Macula sacculi und Papilla basilaris noch durch einen die mediale Wand des Ductus reuniens einbeziehenden Neuroepithelstreifen untereinander zusammen, die Macula lagenae dagegen hat sich vom unteren Ende der Papilla basilaris abgegliedert (Textfig. 23). Die Nervenendstellen der Pars superior und die Macula neglecta haben sich dem ganzen Labyrinth entsprechend weiter entwickelt. An den Cristae ampullares sind deutliche Septa cruciata zu finden. Im Mündungsgebiete des Ductus endolymphaticus zeigt sich zwar auch jetzt noch höheres Cylinderepithel als an irgend welcher anderen rein epithelialen Wandstelle; dasselbe besitzt auch noch kolbenförmige, in das Lumen vorragende Fortsätze, als Neuroepithelanlage kann aber nach dem histologischen Verhalten diese Region

nicht mehr angesprochen werden, sondern sie stellt sich nur als verbreiterte Zone des hochcylindrischen Epithels dar, das die Maculae der Vorhofsäcke unmittelbar umgiebt.

Im Stadium 51 (Textfig. 24) ist endlich auch die Macula sacculi von der Papilla basilaris vollkommen getrennt. Im Ductus reuniens findet sich an der medialen Wand ein Streifen von hochcylindrischem, 30 μ hohem Epithel mit deutlichem Lumenrandsaume und Haarbesatz, doch ohne nachweisbare Sinneszellen. Nach aufwärts geht dieser Epithelstteifen in die Macula sacculi über, nach abwärts setzt er sich unter mässiger Abflachung in die Stützzellen der Papilla basilaris fort. Ein ähnlicher, 32 μ hoher, cylindrischer Epithelstreifen erstreckt sich auch durch den Isthmus lagenae und stellt eine Verbindung des distalen Endes der Papilla basilaris mit der Macula lagenae her. Mit dem Stadium 51 hat die Differenzirung der Nervenendstellen im Labyrinthe ihr Ende erreicht. Es sind nun in gegenseitiger vollkommener Begrenzung alle diejenigen Nervenendstellen vorhanden, welche auch an der erwachsenen *Echidna* zu beobachten sind.

An der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge ist am unteren Ende des Ductus endolymphaticus ein 10 μ hohes Cylinderepithel zu finden, das keine Haarfortsätze erkennen lässt. Die ursprüngliche Neuroepithelanlage hat hier somit vollkommene Rückbildung erfahren. Das Gleiche gilt auch von der Neuroepithelanlage im Ductus reuniens: hier ist das Cylinderepithel vollkommen geschwunden, und es findet sich lediglich ein 190 μ langer und etwa 120 μ breiter, cubischer Epithelstreifen von 8 μ Zellhöhe.

In Zusammenfassung ergiebt sich, dass die einzelnen Nervenendstellen des Labyrinthes der *Echidna* gestaltlich in einer bestimmten, die Stadien 40—51 einbeziehenden Reihenfolge zur Differenzirung gelangen. Die wichtigsten Momente bei diesem Vorgange wären folgende:

1) Stadium 41: Ausdehnung der gemeinschaftlichen Maculaanlage auf die Pars inferior.

2) Stadium 45: Die gesammte Neuroepithelanlage des Labyrinthes erscheint in einen oberen und einen unteren Abschnitt getheilt.

3) Stadium 46: Aus dem oberen Neuroepithelabschnitt haben sich die Macula utriculi, Crista ampullaris superior und Crista ampullaris lateralis isolirt.

4) Stadium 48: Aus dem unteren Neuroepithelstreifen hat sich die Crista ampullaris inferior vollkommen abgegrenzt. Aus dem oberen Pole dieser Nervenendstelle ist die Macula neglecta hervorgegangen.

5) Stadium 49: Isolirung der Macula lagenae.

6) Stadium 51: Isolirung der Macula sacculi gegen die Papilla basilaris.

Es zeigt sich danach, dass die Nervenendstelle der Pars inferior später zur vollkommenen Differenzirung gelangt als diejenige der Pars superior, eine Thatsache, die in den Befunden der histologischen Differenzirung des Neuroepithels selbst eine vollkommene Bestätigung erfährt. Die Differenzirung der Nervenendstellen, die aus dem oberen Neuroepithelbezirke hervorgehen, erfolgt mit einem Male, indem sich an das Stadium, in welchem die obere Neuroepithelfläche noch ungetheilt erscheint, als nächstes dasjenige anschliesst, in welchem die Neuroepithelfläche in ihre drei definitiven Theile gegliedert ist. An der unteren Neuroepithelanlage erfolgt die Differenzirung der einzelnen Nervenendstellen dagegen derart, dass zunächst ein Bezirk am unteren Ende der unteren Neuroepithelanlage abgegliedert wird, die Crista ampullaris inferior. Später entsteht die Macula lagenae. Zuletzt (Stadium 51) verlieren die Macula sacculi und die Papilla basilaris ihren gegenseitigen Zusammenhang.

Bemerkenswerth ist auch, dass die Differenzirungsvorgänge der Neuroepithelstellen, streng genommen nicht derjenigen Theilung des Labyrinthes entsprechen, die aus der Gestaltentwickelung folgt, indem die der Pars superior angehörende hintere Ampulle nicht von der oberen, sondern von der unteren Neuroepithelanlage ihre Nervenendstelle erhält. Andererseits zeigt sich in der Entwickelung der Neuroepitheltheile vollkommene Uebereinstimmung mit der Entwickelung der Nervenäste, wobei der Ramus (Radix) superior n. acustici der oberen Neuroepithelanlage, der Ramus inferior, bezw. der Ramus inferior und medius der unteren Neuroepithelanlage angehört.

Exacte Beziehungen zwischen der Formentwickelung des Labyrinthes und der Differenzirung der Nervenendstellen haben sich nicht ergeben. Es lässt sich nur sagen, dass die gestaltliche Isolirung der einzelnen Labyrinthabschnitte der Isolirung der ihr angehörenden Nervenendstellen vorausgeht. So sind z. B. die Ampullen schon im Stadium 43 gestaltlich nachweisbar, während die Differenzirung der zugehörigen Cristae ampullares erst im Stadium 45, bezw. an der hinteren Ampulle im Stadium 46 eintritt. Nach seiner Gestalt ist der Utriculus schon im Stadium 44 zu erkennen, die Isolirung seiner Nervenendstellen erfolgt im Stadium 45. Sacculus, Papilla basilaris und Lagena sind nach ihrer Form im Stadium 45 zu trennen, die Isolirung der regionären Nervenendstellen erfolgt dagegen erst im Stadium 49 (Macula lagenae) und im Stadium 51 (Macula sacculi und Papilla basilaris).

c) Ueber die Gewebsentwickelung der einzelnen Labyrinthabschnitte und ihrer Nervenendstellen.

Pars superior.

1) Gewebsentwickelung der Bogengänge.

Im Stadium 42, in welchem die Bogengangtaschen zum ersten Male auftreten, bestehen sie aus einem einfachen Cylinderepithel von 13 μ mittlerer Höhe. Dieses Epithel erfährt noch im Stadium des Bestandes der Bogengangtaschen eine geringe Verminderung seiner Epithelhöhe und zeigt im Stadium etwas älter als 43: 11 μ mittlere Höhe. Im Stadium 44 sind die Bogengänge bereits vorhanden. Das Bogengangepithel ist an den meisten Stellen einfach cubisch, 6—8 μ hoch und erreicht nur stellenweise an der Convexität der Bogengänge eine Höhe von 8—12 μ und Cylinderform. In diesem Stadium sind die Bogengänge an ihrem concaven Rande zum Theile zugeschärft (Taf. VI, Fig. 37, *Css*), entsprechend der noch im Gange befindlichen Resorption des Taschenepithels. Auch findet man stellenweise am concaven Rande der Bogengänge im Bogengangquerschnitte 2 über einander gelegene Epithelreihen, von welchen die untere schwächer gefärbt erscheint als die obere, ein Verhalten, das offenbar auf den in der unteren Reihe vor sich gehenden Verflüssigungsprocess zurückzuführen ist (s. Textfig. 2, S. 15).

Während der weiteren Entwickelung der Bogengänge ist nur eine geringe Abflachung des Epithels zu constatiren. Die mittlere Epithelhöhe der Bogengänge beträgt

im Stadium 45	. .	5 μ
„ „ 46	. .	3—4 μ (cubisch)
„ „ 47	. .	3—4 μ (cubisch)
„ „ 48	. .	3—5 μ
„ „ 49	. .	2—5 μ (platt bis cubisch)
„ „ 51	. .	4 μ (platt)
im Stadium von 42 mm Kopflänge	. .	3—4 μ (platt)
an der erwachsenen *Echidna*	. .	3—4 μ (platt).

Eine Abweichung in der Zellhöhe findet sich nur an der Convexität und der Concavität der Bogengänge. Embryologisch tritt diese raphenartige Erhöhung des Epithels zum ersten Male im Stadium 44 auf, in welchem an der Convexität der Bogengänge das Epithel auf 10—12 μ Höhe ansteigt und cylindrisch wird. Diese Raphe erhält sich in den nächstfolgenden Stadien, und im Stadium 49 tritt eine ähnliche Raphe an der Concavität der Bogengänge hinzu, in welchen beiden sich gegenüber dem Plattenepithel der Umgebung 8—10 μ hohes, cubisches bis cylindrisches Epithel findet. Dieses Verhalten bleibt zunächst im Stadium 51 unverändert. An der jungen *Echidna* und auch an der erwachsenen sind stellenweise beide Raphen vorhanden und aus einem 8 μ hohen, cubischen Epithel zusammengesetzt. Solche raphenähnliche Erhöhungen des Bogengangepithels habe ich auch vereinzelt an höheren Säugern, besonders schön bei der Ratte und beim Igel angetroffen. Sie sind an höheren Säugern auch bereits früheren Autoren aufgefallen, und ich glaube, dass Rüdinger (31) durch einen Irrthum in der Deutung des Raphenepithels zu seiner später widerlegten Hypothese von der Entwickelung der Bogengänge gelangt ist.

Mit der Umformung der Epithelzellen von der cylindrischen zur cubischen und weiterhin zur Plattenform ist auch eine entsprechende Umformung der Zellkerne verbunden, die, ursprünglich mit ihrer Längsaxe senkrecht zum Wandverlaufe gestellt, Spindelform, später Kugelform zeigen und endlich Scheibengestalt annehmen. In der letzten Gestalt ist aber die Scheibendicke überall geringer als die Zellhöhe, und es werden nirgends prominente Zellkerne gefunden.

2) Gewebsentwickelung der Ampullen und der Cristae ampullares.

Die rein epithelialen Antheile der Ampullen unterliegen im Grossen und Ganzen den Epithelumformungen, welche sich bei den Bogengängen zeigen. An der jungen und erwachsenen *Echidna* stimmt die rein epitheliale Ampullenwand vollkommen mit der Bogengangwand überein. Aehnlich der Raphe an der Concavität der Bogengänge entwickelt sich an der Concavität der Ampullen gleichsam als Fortsetzung der Bogengangraphe eine circumscripte Epithelleiste, in welcher die Zellen höher sind als in der Umgebung. Die Neuroepithelstellen der Ampullen, Cristae ampullares, gehen unter Differenzirung in Haar- und Stützzellen aus der ursprünglichen, gemeinsamen Neuroepithelanlage des Ohrlabyrinthes hervor. Die Crista ampullaris inferior erhält später vollkommene Isolation als die Cristae der beiden vorderen Ampullen.

Die Messung der Epithelhöhe in den verschiedenen Stadien ergiebt folgende Zahlen: Das Neuroepithel der Cristae ampullares zeigt

im Stadium etwas älter als 43[1])	27 μ	Höhe
im Stadium 44[1])	27 μ	„
„ „ 45[1])	27 μ	„
„ „ 46	27 μ	„
„ „ 47	28—30 μ	„
„ „ 48	32 μ	„
„ „ 49	37 μ	„
„ „ 51	40 μ	„
im Stadium von 42 mm Kopflänge	35 μ	„
bei der erwachsenen *Echidna*	25 μ	„

1) In diesen Stadien hängen die Nervenendstellen der Ampullen mit dem Neuroepithel der Umgebung noch zusammen.

Fügen wir dieser Zahlenreihe als ursprüngliche Zahl die Höhe des vielreihigen Epithels im jüngsten vorgelegenen Stadium (40) : 24 μ bei, so ergiebt sich, dass intraembryonal das Neuroepithel der Cristae noch vor der vollkommenen Isolirung der Nervenendstellen eine geringe Erhöhung erfährt, und zwar von 24 μ auf 27 μ. Nachdem die Höhe von 27 μ bereits im Stadium etwas älter als 43 erreicht ist, bleibt die Epithelhöhe während der folgenden Embryonalperioden constant und erfährt erst eine weitere bedeutende Zunahme mit der Geburt des Beuteljungen (Stadium 47). Das Maximum der Epithelhöhe wird sodann im Stadium 51, dem letzten Beuteljungenstadium, erreicht, um weiterhin wieder etwas abzunehmen, so dass an der erwachsenen *Echidna* mit 25 μ Epithelhöhe sich fast das ursprüngliche Maass (24 μ) ergiebt.

Im histologischen Bau der Haarfortsätze zeigt sich an den Cristae acusticae durchaus Uebereinstimmung mit den Nervenendstellen der Vorhofsäcke (s. u.). Die Cupulae ampullares sind nur an wenigen Stellen histologisch gut erhalten. An diesen zeigen sie eine deutliche, gegen die Medianebene der Cupula gerichtete Streifung, bezw. Lamellirung und nehmen Eosinfärbung an. In der Verlaufsrichtung der Haarfortsätze zeigt die *Echidna* Uebereinstimmung mit den höheren Säugern. Der Grundtheil der Haarfortsätze ist senkrecht zum Verlaufe des Lumenrandes des Epithels gestellt, dann biegt das Haar gegen die Symmetrieebene der Crista um, wonach die lateral gestellten Haare die stärkste Umbiegung, die in der Medianebene gelegenen vollkommen geradegestreckten Verlauf aufweisen. An den Cristae und auch an der Cupulae finden sich hier und da, wie auch anderwärts im endolymphatischen Raume protoplasmatische, homogene Kügelchen.

Die Crista ampullaris zeigt im Querschnitte Hügelform, der Sulcus cristae sowie der Sulcus cristae accessorius, den ich an Cavia gefunden und beschrieben habe (8), fehlen. Die Cristahöhlung ist ausgefüllt von dem zugehörigen Nervenaste, dessen einzelne Fasern sich bis an ihre Durchtrittsstelle an der Epithelbasis verfolgen lassen. Die Cristae ampullares sind an ihrem peripheren Rande von einem Saum hochcylindrischen Epithels umgeben, der unter rascher Abflachung continuirlich in das Wandepithel der Ampullen übergeht.

3) Gewebsentwickelung des Utriculus und der Macula utriculi.

Schon im Stadium des Saccus communis lassen sich im oberen Theile des Sackes, aus welchem der Utriculus hervorgeht, zwei Epithelgattungen unterscheiden, ein einfaches cylindrisches Epithel von 11 μ Höhe und ein 27 μ hohes Neuroepithel. An den rein epithelialen Stellen vollzieht sich nun im Laufe der weiteren Entwickelung eine Abflachung des Epithels. Die Epithelhöhe an den rein epithelialen Stellen beträgt

im Stadium etwas älter als 43	11 μ
im Stadium 44	5 μ
„ „ 45	5 μ
„ „ 46	3—4 μ (platt bis cubisch)
„ „ 47	3—4 μ (platt bis cubisch)
„ „ 48	3—4 μ
„ „ 49	3—4 μ
„ „ 51	3—4 μ
im Stadium von 42 mm Kopflänge	3—4 μ
bei der erwachsenen *Echidna*	2—4 μ

Es zeigt sich somit, dass das Wandepithel des Utriculus im Laufe der Entwickelung niedriger wird, jedoch schon im letzten Embryonalstadium (Stadium 46) seine bleibende Höhe von 3

bis 4 μ erreicht hat. Das Neuroepithel des Utriculus zeigt im Stadium 43: 27 μ Höhe. Seine Epithelhöhe verhält sich weiterhin folgendermaassen. Sie beträgt:

im Stadium etwas älter als 43 . .	27 μ	im Stadium 48 . .	32 μ
im Stadium 44 . .	27 μ	„ „ 49 . .	37 μ
„ „ 45 . .	27 μ	„ „ 51 . .	32 μ
„ „ 46 . .	27 μ	im Stadium von 42 mm Kopflänge . .	27 μ
„ „ 47 . .	27 μ	bei der erwachsenen *Echidna* . .	25 μ

Das Neuroepithel des Utriculus erfährt somit intraembryonal eine Zunahme seiner Höhe noch im Stadium der Beuteljungen und sodann bis zur erwachsenen eine Abnahme, so dass an der erwachsenen *Echidna* das Neuroepithel der Macula ungefähr ebenso hoch ist wie die ursprünglich gemeinsame Neuroepithelanlage im Stadium 43.

In der Zelldifferenzirung zeigt sich an der Macula utriculi vollkommene Uebereinstimmung mit den Cristae ampullares: im Stadium etwas älter als 43 ist bereits ein Haarbesatz an der protoplasmatischen Lumenrandzone zu erkennen, doch sind die Haarzellen noch nicht vollkommen entwickelt, was am besten aus der 3—4-fachen unregelmässigen Kernreihe zu ersehen ist. Die typische, doppelte Kernreihe tritt wenigstens in einem Theile der Macula utriculi, und zwar zuerst am oberen Maculaende, im Stadium 44 auf. Im Stadium 47 ist die Differenzirung in Stütz- und Haarzellen bis auf die Randpartien der Macula in der ganzen Macula utriculi vollendet, und im Stadium 48 zeigen auch bereits die Randpartien der Macula das charakteristische und bleibende Verhalten ihrer Zellen.

Die Haarfortsätze sind an ihrer Basis verbreitert und bestehen aus einer Anzahl Primitivfasern, von welchen die axialen Fäden länger sind als die peripheren, so dass die Haare, besonders an ihrer Basis, Kegelform annehmen. Die freien Enden der Haarfortsätze convergiren gegen die Mitte der Macula und sind in die Statolithenmembran eingesenkt. Das erste Auftreten der Statolithen kann nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, nachdem in den jüngeren Stadien die Statolithen vielleicht präparativ zu Grunde gegangen sind. Im Stadium 48 scheinen sie bereits vorhanden zu sein, und sie zeigen sich im Stadium 51, in welchem sie gut erhalten sind, als hexagonale Krystalle mit abgeschliffenen Kanten und als wetzsteinförmige oder kugelige Körperchen. Ihre Grösse schwankt von 1—2 μ bis 10—15 μ. Sie sind auf der Statolithenmembran gelegen und bilden eine zusammenhängende, dünne Schicht. Im Stadium von 42 mm Kopflänge messen die Haarfortsätze der Macula utriculi an ihrer Basis 2—3 μ Durchmesser und sind auf eine durchschnittliche Länge von 13 μ in das Lumen zu verfolgen.

Ueber atypische Epithelstellen im Utriculus und der Macula utriculi siehe p. 79.

4) Gewebsentwickelung der Sinus utriculares, der Macula neglecta ampullaris und der rudimentären Macula neglecta utriculi.

Die 3 Sinus utriculares (anterior, superior und inferior) zeigen in ihren rein epithelialen Theilen übereinstimmendes Verhalten. Ihr Wandepithel besteht ursprünglich aus einem einfachen Cylinderepithel von 8 μ durchschnittlicher Höhe. Unter allmählicher Abflachung resultirt in ihnen im Stadium 51 ein 2—5 μ hohes Plattenepithel.

Die Macula neglecta ampullaris, die aus dem unteren Abschnitte der gemeinschaftlichen Neuroepithelanlage, und zwar aus der Anlage der Crista ampullaris inferior, hervorgeht, zeigt im Stadium 48, in welchem sie zum ersten Male als isolirte Nervenendstelle auftritt, die Form eines Hügels mit ovaler Basis (Taf. VII, Fig. 51, *Mn*). Dieser Hügel erhebt sich bis auf 23 μ und misst in fronto-occipitaler

Richtung 130 μ, in mediolateraler Richtung 100 μ Durchmesser. Die Höhe des Epithelhügels bleibt in der Folgezeit fast constant. Sie beträgt

im Stadium 49	. . . .	32 μ
„ „ 51	. . . .	32 μ
im Stadium von 42 mm Kopflänge	. . . .	34 μ

Die grösste Ausdehnung erhält die Macula neglecta ampullaris im Stadium 49 mit Kreisform von 330 μ Durchmesser. Im Stadium von 42 mm Kopflänge weist sie wieder ovale Form von 180 μ fronto-occipitalem und 250 μ mediolateralem Durchmesser auf. Schon im Stadium 48 zeigt sie fast in ganzer Ausdehnung weitere Differenzirung in Haar- und Stützzellen nach dem Typus der Maculae der Vorhofsäcke, stark lichtbrechenden Lumenrand und Haarfortsätze. Die Haarfortsätze sind wie die der übrigen Nervenendstellen gebaut. Sie tragen kugelige oder krümelige Auflagerungen, die Resten einer histologisch nicht mehr erhaltenen Statolithenmembran entsprechen. Die Statolithen sind an der Macula neglecta nicht mehr nachzuweisen. In voller Circumferenz wird die Macula neglecta von cylindrischem Epithel, das rasch in das Plattenepithel, bezw. in das cubische Epithel der Umgebung übergeht, gegen die benachbarten Nervenendstellen (Crista ampullaris inferior und Macula utriculi) begrenzt. Die Macula neglecta ampullaris stellt somit bei *Echidna* eine sich progressiv entwickelnde Nervenendstelle dar, die nach dem Typus der Maculae der Vorhofsäcke gebaut ist und durch einen eigenen Nervenast, der sich in centripetaler Richtung dem Nervus ampullaris inferior anschliesst, versorgt wird. Die Nervenendstelle selbst ist an der vorderen Wand des Sinus utricularis inferior gelegen und richtet ihre Lumenfläche nach hinten und oben.

Im Anschluss daran wäre noch diejenige Nervenendstellenanlage zu besprechen, die sich im unteren Ende des Ductus endolymphaticus am Uebergange dieses Kanales in den Saccus communis findet. Neuroepithel ist in diesen Regionen nur in jungen Embryonalstadien der *Echidna* vorhanden. So findet sich im Stadium 46 am unteren Ende des Ductus endolymphaticus mehrreihiges, 27 μ hohes Cylinderepithel, das eine schmale, protoplasmatische, stark lichtbrechende Lumenrandzone aufweist und sich continuirlich in das Neuroepithel der Macula utriculi fortsetzt. Eine vollständige Isolirung dieser rudimentären Nervenendstelle vom Neuroepithel des Utriculus findet jedoch nicht statt, ja es erfolgt sehr bald eine Rückbildung des Epithelstreifens auf einfaches Cylinderepithel und weiterhin auf cubisches und Plattenepithel. Anscheinend erstrecken sich im Stadium 47 Fasern des Nervus utricularis zu dieser Neuroepithelanlage. Ob diese dann später in die Macula utriculi einbezogen wird oder vollkommene Rückbildung erfährt, muss dahingestellt bleiben: jedenfalls ist eine progressive Entwickelung an dieser Nervenendstellenanlage nicht zu constatiren.

Wir hätten somit an der Pars superior bei *Echidna* zwei accessorische Nervenendstellen zu unterscheiden, eine permanente, die progressive Entwickelung zeigt, und die nach ihrer Genese als Macula neglecta ampullaris zu bezeichnen ist, und eine zweite, die nur vorübergehend und auch da in rudimentärem Zustande sich findet, sich als Anhang der Macula utriculi ergiebt, und die, wie ich glaube, am ehesten den Namen Macula neglecta utriculi verdiente.

Pars inferior.

5) Gewebsentwickelung des Sacculus und der Macula sacculi.

Sacculus und Macula sacculi stimmen in der geweblichen Differenzirung mit dem Utriculus und der Macula utriculi überein. Es ergiebt sich jedoch besonders in jungen Stadien, dass die zellige

Differenzirung im Utriculus im jeweiligen Alter vorgeschrittener erscheint als die des Sacculus. So z. B. zeigt die Macula sacculi in Stadium 47, in welchem die Macula utriculi bis auf ihre Randtheile die definitive Gruppirung in Stütz- und Haarzellen erkennen lässt, diesen Bau nur an ihrem oberen, der Macula utriculi benachbarten Ende und im Uebrigen 28—30 μ hohes, vielreihiges Epithel mit 5—6 über einander gelegenen, unregelmässigen Kernreihen.

Im Stadium 48 zeigt die Macula sacculi ungefähr die Gewebsdifferenzirung der Macula utriculi des Stadium 47, also im grössten Theile der Macula 2 distincte Kernreihen, protoplasmatische Lumenrandzone, deutlichen Randsaum, Stütz- und Haarzellen mit Haarfortsätzen, Statolithenmembran und Statolithen. In diesem Stadium setzt sich die Macula utriculi nach abwärts noch in die Neuroepithelanlage des Ductus reuniens fort. In den nächstfolgenden Beuteljungenstadien sowie an der jungen und erwachsenen *Echidna* stimmt der Sacculus histologisch vollkommen mit dem Utriculus überein.

6) Gewebsentwickelung des Ductus reuniens.

Die Gewebsentwickelung dieses Kanales erfordert besonderes Interesse, da in ihm in ähnlicher Weise wie am unteren Ende des Ductus endolymphaticus am Uebergange in den Utriculus (Saccus communis) und in Analogie mit den Befunden an einem höheren Säuger (Cavia cobaya) eine rudimentäre Nervenendstellenanlage getroffen wird, die noch im Stadium des Beuteljungen vollkommene Rückbildung erfährt.

Im Stadium 48, in welchem der Ductus reuniens zum ersten Male als kurzer, gut begrenzbarer Kanal erkennbar ist, trägt er an seiner dem Vestibulum zugekehrten (axialen) Seite eine Neuroepithelanlage. Dieselbe ist nach oben continuirlich in die Macula sacculi, nach abwärts in das Neuroepithel der Pars basilaris fortgesetzt, erstreckt sich somit durch die ganze Länge des Ductus reuniens. In der Epithelhöhe stimmen diese Nervenendstellen mit der Macula sacculi überein. Sie lassen in ihrem oberen Theile deutliche Differenzirung in Stütz- und Haarzellen erkennen, während im unteren noch vielreihiges Epithel mit 4—6 unregelmässig über einander verlaufenden Kernreihen zu finden ist. Kurze, haarartige Fortsätze sind gleichfalls vorhanden. Die freie Wand des Ductus reuniens zeigt sich in diesem Stadium in Uebereinstimmung mit der freien Wand des Sacculus aus cubischem Epithel zusammengesetzt. Ein dem Nervus saccularis angehörendes Faserbündel lässt sich bis an die Neuroepithelanlage des Ductus reuniens verfolgen.

Im Stadium 49 ergiebt sich an der freien Wand des Ductus reuniens wie an der freien Wand des Sacculus cubisches bis cylindrisches, 8—11 μ hohes Epithel. Der Neuroepithelstreifen erstreckt sich an der axialen Wand noch fast durch die ganze Länge des Ductus reuniens und besteht aus einem 27 μ hohen Epithel, das in seinem Bau mit den übrigen Neuroepithelien des Vorhofes übereinstimmt, deutlichen Haarbesatz trägt und nach abwärts continuirlich in das Neuroepithel der Pars basilaris übergeht. Auch Nervenfasern, die sich bis an das im Ductus reuniens befindliche Neuroepithel erstrecken, sind vorhanden. Mit diesem Stadium scheint die Maculaanlage im Ductus reuniens den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreicht zu haben, und es beginnt nun ihre Rückbildung, die vor allem durch den eintretenden Schwund der Haarzellen angezeigt wird: so findet sich im Stadium 51 an der axialen Wand des Ductus reuniens 30 μ hohes Cylinderepithel mit deutlichem Lumenrandsaum. Tonnenzellen und regionäre Nervenfasern sind jedoch darin nicht mehr nachweisbar.

An dem *Echidna*-Jungen von 42 mm Kopflänge ist der Ductus reuniens 0,7 mm lang und zeigt 0,1 mm äusseren Durchmesser. Seine freie Wand besteht aus einfachem Plattenepithel, seine axiale Wand weist einen 100 μ langen und ungefähr 120 μ breiten cubischen Epithelstreifen von 8 μ Zellhöhe auf, an welchen nach auf- und nach abwärts 4 μ hohes Plattenepithel angeschlossen ist. Dieser cubische Epithelstreifen stellt also den Rest der rudimentären Nervenendstelle im Ductus reuniens dar. Nervenfasern, die sich gegen den Ductus reuniens erstrecken, sind in diesem Stadium nicht mehr vorhanden.

7) Gewebsentwickelung des Caecum vestibulare.

Der Vorhofblindsack zeigt sich zum ersten Male im Stadium 48 als kleines epitheliales Grübchen, durch welches die ganze Pars basilaris über den Ductus reuniens hinaus nach hinten gegen die hintere Ampulle fortgesetzt erscheint. Sein Wandepithel ist in diesem Stadium cylindrisch und 16 μ hoch. Im Stadium 49 zeigt der Vorhofblindsack 93 μ Durchmesser und besitzt 2 μ hohes, cylindrisches Wandepithel.

Im Stadium 51 müssen am Vorhofblindsack zwei Wandtheile, ein freier, der an die Cisterna perilymphatica vestibuli grenzt, und ein dem Bindegewebspolster des Ligamentum spirale angelagerter Wandabschnitt, unterschieden werden. Die Epithelwand besteht im ersten Theile aus 8 μ hohen cubischen, im zweiten aus 25—30 μ hohen cylindrischen Zellen.

Im Stadium von 42 mm Kopflänge besteht die freie Wand aus einem Plattenepithel und einer bindegewebigen äusseren Schicht und zeigt 6—8 μ Totaldicke. Etwas höher ist das Epithel des dem Vorhofende des Ligamentum spirale angelagerten Wandtheiles des Caecum, welches 6—8 μ hoch und cubisch ist.

Das blinde Ende der Scala tympani reicht fast ebensoweit vorhofwärts als der Blindsack selbst, ein Verhalten, durch welches sich die *Echidna* von den höheren Säugern unterscheidet (s. o.). Der Blindsack misst nach abgeschlossener Entwickelung im Querschnitte 230 μ Horizontal- und 170 μ Verticaldurchmesser. Er ist gegen den Vorhof blind geschlossen, nach vorn und abwärts geht er continuirlich in den Basilarkanal über, in dessen Lumen er sich weit öffnet.

8) Die Gewebsentwickelung der Pars und Papilla basilaris.

Die Pars und Papilla basilaris entwickeln sich ursprünglich vollkommen nach dem Typus einer vestibularen Nervenendstelle. Der axiale Theil des annähernd kreisrunden Querschnittes des häutigen Rohres weist Neuroepithel auf, der periphere einfaches Cylinderepithel (Taf. X, Fig. 56). Das Neuroepithel zeigt in diesen Stadien mehrfache, über einander geschichtete Kernreihen, entspricht also einem vielreihigen Epithel, Haar- und Pfeilerzellen sind noch nicht differenzirt. Mit dem Auftreten distincter Haarzellen treten nun auch Veränderungen ein, welche die Papilla basilaris gegenüber allen anderen Nervenendstellen des *Echidna*-Labyrinthes unterscheiden. Es kommt zur räumlichen Einschränkung des Neuroepithels, das jetzt nur einen Theil der basalen (hinteren) Wand des häutigen Kanales in sich fasst, und in diesem Neuroepithelhügel erlangen die Sinneszellen eine besondere architektonische Gruppirung und bestimmte Reihenanordnung. Im Rohrquerschnitte stellt jetzt die Neuroepithelanlage einen Wulst dar, der als Neuroepithelwulst bezeichnet werden kann (Taf. XVII, Fig. 86). Ich vermag bei *Echidna* nur diesen einen epithelialen Wulst festzustellen, welcher den vereinigten beiden Epithelwülsten, die sich an höheren Säugerembryonen finden, entspricht.

Im Laufe dieser Veränderungen nimmt auch das Rohr andere Querschnittsform an, und es kommt unter gleichzeitiger Entwickelung der Scalen zu einer derartigen Umformung, dass man an dem häutigen Kanal drei Wände unterscheiden kann, die basale, welche unter anderem auch das Neuroepithel trägt, die periphere Wand, welche an die Labyrinthkapsel fixirt ist, und die obere Wand, welche den Kanal gegen die Scala vestibuli begrenzt. Am frühesten zeigt sich ein Winkel zwischen der oberen Wand und der Basilarwand, und zwar noch vor Auftreten der Scala tympani und bei rudimentärem Vorhandensein der Scala vestibuli.

In der geweblichen Entwickelung ist der Basilarkanal stets in seinem mittleren Theile am weitesten vorgeschritten. Seine Entwickelung gelangt später zum Abschluss als die des vestibularen und ampullaren Neuroepithels, ungefähr zu gleicher Zeit wie das der Macula lagenae. Als abschliessendes Stadium gilt für mich das Gehörorgan der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge, da die

Basilarpapille an dem mir vorgelegenen Labyrinthe der erwachsenen *Echidna* histologisch nicht gut erhalten war.

a) Gewebsentwickelung der Membrana vestibularis. In jungen Stadien und noch im Stadium 51 ist die Membrana vestibularis aus einfachem Cylinderepithel zusammengesetzt, das gegen die Scala vestibuli von einer breiten Bindegewebszone gedeckt ist. An der *Echidna* von 42 mm Kopflänge besteht die Membran aus 4 μ hohem Plattenepithel, das gegen die Scala vestibuli von einer 2—3-fachen, platten Bindegewebsschicht überlagert ist (Taf. XXII, Fig. 103, 104, *Mv*).

b) An der lateralen Wand tritt zunächst eine innige Vereinigung zwischen der hochcylindrischen Epithelwand und dem dichten perilymphatischen Gewebe, das sich zwischen dieser und der Knorpelwand erstreckt (Ligamentum spirale), ein. Auch hier nimmt die Epithelhöhe im Laufe der Entwickelung allmählich ab. An der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge, an welcher das Ligamentum spirale bereits vollständig entwickelt ist (Taf. XXII, Fig. 103), zeigt sich etwa am Uebergange des unteren in das mittlere Drittel der Wand das Epithel gegen den endolymphatischen Kanal hügelförmig vorgebaucht (Prominentia spiralis, Taf. XXII, Fig. 103, *Psp*). Von da nach aufwärts bis an den Angulus vestibularis findet sich, entsprechend der bei *Echidna* fehlenden Stria vascularis, einfaches, 20 μ hohes Cylinderepithel (Taf. XXII, Fig. 103, *Stv*), nach abwärts, entsprechend dem Epithel des Sulcus spiralis externus, 12 μ hohes Cylinderepithel.

c) Membrana und Papilla basilaris. Nachdem sich bis dahin die Papilla basilaris vollkommen nach dem Typus der übrigen Neuroepithelien des Gehörorgans entwickelt hat, erhält an manchen Stellen schon im Stadium 48, durchgreifend an der ganzen Pars basilaris erst im Stadium 51 die Nervenendstelle in der Pars basilaris die Form einer Epithelleiste, im Querschnitte die eines Hügels (Taf. XVIII, Fig. 89, *Mb*). Dieser einzige Neuroepithelwulst entspricht nach dem aus ihm hervorgehenden histologischen Abschnitt den beiden Epithelwülsten der höheren Säugethiere (s. o.).

Aus dem mittleren Theile des Epithelwulstes entwickeln sich die beiden Corti'schen Pfeiler, axial und peripher von ihnen die Haarzellen mit den ihnen zukommenden, eigenthümlichen Stützzellen. Die Randtheile des Wulstes liefern bloss Stützzellen, die sich an der axialen Seite in das cylindrische Epithel des Sulcus spiralis internus, an der peripheren in das des Sulcus spiralis externus fortsetzen. Ueber die weiteren histologischen Vorgänge vermochte ich nicht zu vollkommener Klarheit zu gelangen, da an dem ältesten von mir verarbeiteten Stadium der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge das Corti'sche Organ noch nicht vollkommen entwickelt ist, an der untersuchten erwachsenen *Echidna* jedoch durch Maceration stark gelitten hat. In Folge dessen kann ich den folgenden auffallenden Befund nur mit einiger Reserve verzeichnen. Während sich nämlich an den meisten Stellen der Papille im Querschnitte peripher von den Corti'schen Pfeilern 3—4 Haarzellreihen, axial eine einzige Reihe finden, ergeben sich an manchen Stellen an der axialen Seite 2—3 Haarzellreihen (Taf. XXII, Fig. 103, 104). Völlige Klärung ist hier nur von der histologischen Untersuchung eines histologisch gut erhaltenen, erwachsenen *Echidna*-Labyrinthes zu erwarten und an diesem wäre zu entscheiden, ob der merkwürdige Bestand vereinzelter, mehrerer Reihen von Haarzellen an der axialen Seite der Corti'schen Pfeiler persistirt, oder ob später eine Umordnung der Zellen auch an denjenigen Stellen, wo sich an der jungen *Echidna* 2—3 Reihen finden, derart eintritt, dass überall nur eine einzige Reihe vorhanden bleibt.

Die Crista spiralis tritt verhältnissmässig spät (Stadium 51) auf. Sie wird hier am Querschnitte durch einen flachen, aus Bindegewebe und einem hochcylindrischen Epithel bestehenden, gegen das Lumen nur wenig prominenten Hügel repräsentirt. Ihre charakteristische Gestalt zeigt die Crista spiralis aber erst im Stadium der *Echidna* von 42 mm Kopflänge. Sie besitzt hier überall ein Labium tympanicum, im grösseren Theile des Schneckenkanales bereits auch ein Labium vestibulare. Die Crista spiralis setzt sich

aus 2 Schichten zusammen: einer zellreichen, spindelförmige Zellen enthaltenden bindegewebigen Grundlage, die gegen das endolymphatische Lumen von Cylinderepithel gedeckt ist. Die dritte, structurlose mittlere Zone finde ich erst an der erwachsenen *Echidna*, an welcher die Crista spiralis annähernd mit der Crista spiralis der höheren Säuger übereinstimmt.

Die Corti'sche Membran ist an den Präparaten der älteren Stadien vom Neuroepithel abgehoben und ragt geradegestreckt in das Lumen vor (Taf. XXII, Fig. 103, 103a, 104, *Mc*). Sie kann an der jungen *Echidna* in zwei Abschnitte getheilt werden, von welchen der grössere, axiale der Crista spiralis aufgelagert ist und bis in den axialen Winkel des Basilarkanales reicht, während der kleinere, periphere sich über die Haarzellen hinweg peripheriewärts erstreckt. Die Aufrollung des peripheren Randes ist erst an der erwachsenen *Echidna* und auch da nur an einzelnen Stellen erkennbar. Sonst besitzt die Membran einen zugeschärften, geradeaus peripheriewärts gestreckten Rand.

Das Epithel des Sulcus spiralis internus, das an der jungen *Echidna* den Sulcus fast vollständig füllt, zeigt sich an der erwachsenen *Echidna* als cubisches bis cylindrisches Epithel von 8—10 μ Höhe. Die peripheren Nervenfasern lassen sich an den Präparaten bis in die Nähe der Haarzellen verfolgen.

Die beiden Platten der Lamina spiralis ossea fehlen, wie auch ein knöcherner Canalis ganglionaris. Diese Theile sind durch entsprechende Bindegewebszüge ersetzt (siehe auch die Einzelbeschreibungen der Pars basilaris der jungen und erwachsenen *Echidna* p. 49 und 55).

In der Richtung gegen den Vorhof wird die Lamina spiralis schmäler, der obere Winkel des häutigen Kanales verstreicht, und unter Annahme ovalen Querschnittes und bedeutender Verengerung des Kanales erfolgt der Uebergang der Pars basilaris in den Vorhofblindsack. Die Papille verstreicht, und zwar schwinden zunächst die Haar- und Pfeilerzellen, während sich der Stützzellenhügel mit der Crista spiralis noch auf eine kurze Strecke weiter fortsetzt, sodann schwindet die Corti'sche Membran mit dem Labium vestibulare der Crista spiralis. Endlich verstreicht auch diese, und es resultirt das einfache cylindrische Wandepithel des Vorhofblindsackes aus der Fortsetzung des Epithels des Sulcus spiralis externus. In derselben Strecke schiebt sich auch das Ligamentum spirale unter die Basilarmembran immer weiter axialwärts, bis endlich das Vorhofende des Kanales und der Vorhofblindsack auf eine breite Bindegewebsschicht zu liegen kommen.

In der Richtung gegen die Lagena verbreitert und vergrössert sich der häutige Kanal bis an den Isthmus, vor welchem er sich unter Beibehaltung dreieckiger Querschnittsform rasch verkleinert. Am Isthmus selbst verstreicht die Papille nach dem am Vorhofende beobachteten Typus.

9) Gewebsentwickelung der Lagena und Macula lagenae.

Die Lagena tritt zum ersten Male im Stadium 45 auf. Im Stadium 48, in welchem die Macula lagenae noch mit der Papilla basilaris zusammenhängt, stimmt sie im zelligen Bau vollkommen mit den Maculae der beiden Vorhofsäcke überein, zeigt sich jedoch in der Entwickelung weniger weit vorgeschritten als diese.

Im Stadium 49 ist das Neuroepithel der Macula lagenae 30—32 μ hoch, das übrige Wandepithel cubisch bis cylindrisch und von 4—8 μ Höhe. Das Neuroepithel, das vollkommen nach dem Typus der vestibularen Nervenendstellen aus Haar- und Stützzellen aufgebaut ist, wird von einer 40 μ dicken Schicht, die in der Structur mit der Statolithenmembran der Macula sacculi übereinstimmt, überlagert. In diese Schicht erstrecken sich die freien Enden der Haarfortsätze.

Im Stadium 51 ist das Neuroepithel 32 μ hoch, zeigt deutlichen Haarbesatz, Statolithenmembran und Statolithen. In der Fortsetzung des Neuroepithels erstreckt sich von der Lagena durch den Isthmus ein schmaler Streifen 32 μ hohen, cylindrischen Epithels. In unmittelbarer Umgebung der Macula lagenae ver-

flacht das cylindrische Neuroepithel sehr rasch zum cubischen Wandepithel der Umgebung (Taf. XVII, Fig. 83). Im Stadium von 42 mm Kopflänge besteht die membranöse Wand aus 4—8 μ hohem, cubischem Epithel (Taf. XXIII, Fig. 105).

An der erwachsenen *Echidna* stimmt die Macula lagenae mit der Macula utriculi und sacculi geweblich vollkommen überein.

10) Gewebsentwickelung des Ductus und Saccus endolymphaticus und des Canalis utriculo-saccularis.

Die Theilung des embryonalen Labyrinthanhanges in Ductus und Saccus endolymphaticus erscheint im Stadium 46 vollständig durchgeführt (Taf. II, Fig. 15. 16, *Se*). Bis dahin zeigt die Gewebsentwickelung des Kanales folgenden Verlauf:

Epithelhöhe des Ductus endolymphaticus

im Stadium	40	7 μ	im Stadium	43	7 μ
„ „	41	7 μ	„ „	44[1]	5—8 μ
„ „	42	7 μ	„ „	45[1]	5—8 μ

Somit zeigt das Epithel bis zum Stadium 46, in welchem die Theilung des Kanales in Ductus und Saccus endolymphaticus erfolgt, keine wesentlichen Veränderungen, und die Epithelhöhe bleibt nahezu unverändert. Mit dem Eintritt der Differenzirung des Labyrinthanhanges in Ductus und Saccus endolymphaticus stellt sich eine Abflachung des Epithels ein, die vielleicht mit dem zu dieser Zeit einsetzenden starken Längenwachsthum und der starken Erweiterung des oberen Endes des Kanales ursächlich zusammenhängt.

Ductus und Saccus endolymphaticus verhalten sich im Uebrigen bezüglich ihres Epithels mit einander übereinstimmend. Schon frühzeitig können an einzelnen Stellen im Ductus endolymphaticus rein epitheliale Falten beobachtet werden, die in keinem weiteren Stadium fehlen, besonders im Saccusbezirke reichlich auftreten (Taf XIV, Fig. 72, *Se*), am Erwachsenen sehr zahlreich sind und leisten- oder höckerartig in das Lumen vorragen. An diesen Falten zeigt das Epithel den Bau des Epithels der Umgebung oder ist etwas höher als dieses letztere. Auffallend ist, dass an der Faltenbildung nur die Epithelwand, nicht die Bindegewebsgrundlage des Kanales sich betheiligt.

Von Interesse erscheint die Verfolgung der Epithelverhältnisse im unteren Theile des Ductus endolymphaticus an seiner Mündungsstelle in den Saccus communis, bezw. später in den Sacculus. Hier findet sich zum ersten Male im Stadium 43 Neuroepithel, das continuirlich in die Neuroepithelanlage des Saccus communis übergeht und in seinem Bau mit dem Neuroepithel des Saccus communis übereinstimmt. Das Neuroepithel im Mündungsgebiete des Ductus endolymphaticus persistirt bis in das Stadium 46, weiterhin verschwinden die Haarzellen, und es resultirt zunächst ein einfaches Cylinderepithel, das späterhin cubisch wird und schliesslich in Plattenepithel übergeht (s. auch p. 89). Es lässt sich nicht entscheiden, ob wir nach diesem vorübergehenden Auftreten von Neuroepithel am unteren Ductusende von einer Neuroepithelanlage am Ductus endolymphaticus sprechen dürfen. Ueber die mögliche phylogenetische Bedeutung dieses Befundes s. u. (p. 96).

Der Canalis utriculo-saccularis stellt das Resultat der allmählichen, gegenseitigen Isolirung

1) In diesem Stadium ist der obere Abschnitt des Kanales bereits erweitert, ein gut begrenzbarer endolymphatischer Sack jedoch noch nicht vorhanden.

der beiden Vorhofsäcke dar. Seine Wand entwickelt sich als rein epithelialer Abschnitt. Sie besteht aus cubischem bis cylindrischem Epithel, zeigt jedoch selbst noch am Erwachsenen ein höheres Epithel als die übrigen, rein epithelialen Wandstellen.

Ueber den Befund und die phylogenetische Bedeutung accessorischer und rudimentärer Nervenendstellen bei Echidna.

Die *Echidna aculeata* besitzt ausser den Nervenendstellen, welche sich auch an höheren Säugethieren finden, noch zwei accessorische Nervenendstellen (Macula lagenae und Macula neglecta) und dazu zwei andere rudimentäre Nervenendstellen, die nur in einer bestimmten Embryonalperiode vorübergehend zur Entwickelung gelangen und im Stadium des Beuteljungen zu Grunde gehen.

Die Macula lagenae stimmt in Lage, Gestalt und geweblichem Bau vollkommen mit der Macula lagenae der Vögel überein, und ihr Befund bei *Echidna* ist nicht überraschend, nachdem bei dem verwandten *Ornithorhynchus* durch URBAN PRITCHARD eine Lagena und Macula lagenae festgestellt worden sind, und der Theil der Labyrinthkapsel, welcher bei *Echidna* zur Aufnahme der Lagena bestimmt ist, schon HYRTL bekannt gewesen ist. In dem Befunde und der Beobachtung der Entwickelung einer Macula neglecta bei *Echidna* ist hingegen hiermit durch meine Untersuchung zum ersten Male bei einem niederen Säugethiere diese Nervenendstelle nachgewiesen worden. Auch hierin zeigt das Labyrinth der *Echidna* Aehnlichkeit mit dem Labyrinth der Vögel, bei welchen wie bei *Echidna* die Macula neglecta an der Vorderwand des Sinus utricularis inferior oder, wie RETZIUS sich ausdrückt, am Boden des Utriculus gelegen ist. Die Macula neglecta bei *Echidna* wird auch wie die der Vögel von einem eigenen Nervenaste, der sich als Abschnitt des Nervus ampullaris inferior darstellt, versorgt. Die Verfolgung der embryologischen Entwickelung zeigt, dass diese Macula neglecta, die ich daher auch als Macula neglecta ampullaris bezeichnet habe, aus der Crista ampullaris der unteren Ampulle hervorgeht, und meine embryologischen Befunde haben für die von RETZIUS ausgesprochene Vermutung, zu welcher er auf dem Wege vergleichend-anatomischer Befunde gelangt ist, den Thatsachenbeweis erbracht[1]).

Ueber die Bedeutung der vorübergehenden (rudimentären) Nervenendstellenanlage am unteren Ende des Ductus endolymphaticus und Uebergang seiner Wand in den Utriculus, also in der Region des späteren Canalis utriculo-saccularis, bin ich nicht zu voller Klarheit gelangt. Es ist nicht auszuschliessen, dass es sich in diesem Neuroepithelstreifen von vornherein nur um einen Abschnitt der Macula utriculi handelt, der im Weiterschreiten der Formentwickelung des Utriculus von seiner ursprünglichen Lage am Uebergange des Ductus endolymphaticus in den gemeinsamen Sack auf die basale Utriculuswand verschoben wird und somit der Macula utriculi vollkommen angehört. Meine embryologischen Befunde lassen aber auch die Deutung zu, dass es sich in diesem Neuroepithel um eine Nervenendstelle handelt, die mit der Macula utriculi nicht zur

---

1) RETZIUS, p. 238: „Im Grossen geht nun aus der Entwickelung hervor, dass die fragliche Nervenendstelle weder, wie ich selbst für die Fische zuerst angenommen habe, die Pars basilaris cochleae bildet, noch, wie HASSE u. A. für die Amphibien meinten, einen ‚Anfangstheil der Schnecke' (Pars initialis cochleae) darstellt. Wir haben es hier hingegen mit einer ganz besonderen Bildung, einem eigenen und in der That sehr eigenthümlichen Endorgan zu thun, welches, zuerst bei den Fischen auftretend, bei den Amphibien, besonders den Anuren, seine höchste Entwickelung erfährt, bei den Reptilien wieder verkümmert, um bei den Vögeln und Säugethieren immer mehr zu verschwinden, gewissermaassen in die Crista acustica der frontalen Ampulle, aus welcher sie möglicher Weise von Anfang an durch Abtrennung entstanden ist, zuletzt aufgehend. Die bisherigen Namen dieser Nervenendstelle, sowohl Pars basilaris cochleae als Pars initialis cochleae, müssen also aufgegeben werden."

Vereinigung gelangt, sondern eine Nervenendstelle sui generis darstellt, die, ohne bei Echidna weitere Ausbildung zu erhalten, intraembryonal vollkommen zu Grunde geht. In Stadium 47 wird diese Nervenepitheanlage anscheinend sogar durch ein auf kurze Strecke isolirtes Aestchen des Nervus utricularis versorgt.

Wollen wir nun die Homologie dieser rudimentären Neuroepithelanlage in phylogenetischer Beziehung feststellen, so müssen wir abermals auf die Macula neglecta Retzii recurriren. Untersuchen wir nämlich die einzelnen Thierklassen, in welchen Retzius die Macula neglecta gefunden, so zeigt sich, dass mit diesem einzigen Namen Nervenendstellen bezeichnet worden sind, die zwar in ihrer histologischen Ausbildung, nicht immer aber in ihrer topographischen Lage und Nervenversorgung mit einander übereinstimmen. Bei den Knochenfischen, Reptilien und Vögeln ist die Macula neglecta am Boden des Utriculus gelegen, sonst findet sie Retzius mehr weniger vorn an der Oeffnung des Canalis utriculo-saccularis oder (an niederen Amphibien) in einer eigenthümlichen Ausstülpung dieses Kanales, in der von Retzius sogenannten Pars neglecta. Bezüglich der Nervenversorgung sei erwähnt, dass aber manchmal und zwar besonders in den Fällen, in welchen die Macula neglecta am Canalis utriculo-saccularis gelegen ist, der Nervus neglectus sich im Theilungswinkel des Ramus inferior acustici in Nervus lagenae und Nervus ampullaris inferior abspaltet. Für das letztere Verhalten sind reichliche Belege an den Knochenfischen (besonders schön bei *Malapterurus electricus*) und an den Amphibien zu finden, für das erstere an den Reptilien und Vögeln. Danach ist nicht ausgeschlossen, dass mit dem Namen Macula neglecta von Retzius Neuroepithelstellen in der Thierreihe einheitliche Bezeichnung gefunden haben, die einander nicht vollkommen homolog sind. Eine neuerliche Discussion wurde aber über die fragliche Macula neglecta von P. und F. Sarasin auf Grund ihrer Befunde am Gehörorgan der Coeciliiden (*Ichthyophis*) eröffnet. Die beiden Autoren fanden nämlich bei *Ichthyophis* zwei accessorische Nervenendstellen, von welchen die eine am Boden des Utriculus, die andere in einer kleinen Ausbuchtung des Sacculus gelegen war. Sie meinen nicht, dass diese beiden, wie Retzius bei Befunden an verschiedenen Thieren annimmt, einander homolog seien, und nehmen nach den Befunden an den Coeciliiden zwei Maculae neglectae an, von welchen sie nach dem Vorschlage von Retzius die eine als Macula neglecta utriculi (Retzii), die andere als Macula neglecta sacculi bezeichnen. Die Macula neglecta utriculi (Retzii) entspricht nun phylogenetisch denjenigen Maculae neglectae, die am Boden des Utriculus gelegen sind und die, wie auch die Macula neglecta bei *Echidna*, nach ihrer Lage und Nervenversorgung als abgespaltener Theil der Crista der unteren Ampulle zu betrachten ist. Mit dem Namen Macula neglecta sacculi wäre hingegen nur diejenige Macula neglecta zu bezeichnen, welche weiter vorn als die Macula neglecta utriculi, d. h. am Canalis utriculo-saccularis oder in einer eigenen Ausbuchtung desselben bezw. im Sacculus gelegen ist. Man könnte nun annehmen, dass die vorübergehende Neuroepithelanlage am Uebergange des Ductus endolymphaticus in den Saccus communis bei *Echidna* das Homologon dieser 2. Art der Macula neglecta darstellt, wonach bei *Echidna* embryologisch zwei Maculae neglectae angelegt würden. Die eine von diesen, die Macula neglecta utriculi (Retzii) oder Macula neglecta ampullaris mihi entwickelt sich progressiv und persistirt. Die andere, Macula neglecta sacculi (Sarasini) oder Macula neglecta utriculi mihi tritt nur vorübergehend als Neuroepithelanlage auf und erfährt noch im Stadium der Beuteljungen vollkommene Rückbildung.

Ich halte mich zur Aeusserung dieser Annahme berechtigt, weil durch sie vom Standpunkte der embryologischen Befunde die festgestellten phylogenetischen Thatsachen zufriedenstellend erklärt werden, andererseits bin ich mir der Schwierigkeit, diese Annahme zu einer bewiesenen Thatsache zu erheben, wohl bewusst.

Ich gelange nun zur Besprechung der zweiten transitorischen Nervenendstellenanlage bei *Echidna*, der Neuroepithelanlage im Ductus reuniens, die, nachdem sie einige Zeit hindurch (Stadium 48 bis Stadium 49) bestanden hat, Rückbildung erfährt und deren späterer Bestand an der von mir untersuchten jungen *Echidna* nur durch einen cubischen Epithelstreif in der medialen Wand des Ductus reuniens angezeigt wird. In diesen Befunden stimmt die *Echidna* mit den höheren Säugethieren überein, und ich verweise hier auf eigene Untersuchungen (5), bei welchen ich an Meerschweinembryonen gleichfalls eine Nervenendstellenanlage im Ductus reuniens nachweisen konnte, die noch intraembryonal rückgebildet wird.

Was die phylogenetische Deutung[1]) dieses Befundes anlangt, so wäre hier nur das zu wiederholen, was ich auf p. 50—52 der eben erwähnten Arbeit ausgeführt habe. Nur in einer Hinsicht muss ich mich corrigiren: Ich hatte bei meiner Untersuchung der höheren Säuger gehofft, bezüglich der Frage der Neuroepithelanlage im Ductus reuniens durch die Untersuchung der *Echidna* zu Klarheit zu gelangen. Es hat sich jedoch gezeigt, dass an der *Echidna* meine Befunde an einem höheren Säuger (Meerschweinchen) zwar Bestätigung fanden, dass aber die Neuroepithelanlage im Ductus reuniens nicht, wie ich vermuthet hatte, bei *Echidna* sich progressiv entwickelt und persistirt, sondern ebenso wie bei den höheren Säugethieren intraembryonal rückgebildet wird. Vielleicht gelingt es mir, an den Crocodiliern und Cheloniern, deren Ohrentwickelung mir von Herrn Prof. VOELTZKOW in Strassburg an seinem Material zur Bearbeitung übertragen worden ist, die Frage der Neuroepithelanlage im Ductus reuniens vollkommen zu lösen.

Der Vorhofblindsack entwickelt sich bei *Echidna* nach dem gleichen Typus wie bei den höheren Säugethieren, und die Befunde bei *Echidna* bilden eine neuerliche Bestätigung meiner Ansicht, dass der Vorhofblindsack in der Reihe des Gehörorgans der Wirbelthiere kein Homologon in der Form eines eine Nervenendstelle tragenden Abschnittes besitzt.

Entwickelung des Nervus acusticofacialis und des Ganglion acusticofaciale.

Die erste Anlage des Nervenganglienapparates des Labyrinthes bei *Echidna* findet sich in dem mir vorgelegenen jüngsten Stadium 40 in Form einer der vorderen Labyrinthblasenwand angelagerten, ungefähr kugelförmigen Anhäufung von Nervenzellen (Taf. V, Fig. 28). Dieses Ganglion misst in mediolateraler Richtung 110 μ, in occipitolateraler Richtung 68 μ, besteht aus spärlichen Fasern und zahlreichen Zellen. Hirnstamm und Ganglienanlage sind bereits durch starke Faserzüge mit einander verbunden. Der Neuroepithelanlage der Labyrinthblase liegt das Ganglion in umschriebenen Bezirken unmittelbar an, und daselbst erscheint das Neuroepithel in seiner Entwickelung am weitesten vorgeschritten (s. p. 78). Periphere Nervenfasern zwischen Neuroepithel und Ganglion sind noch nicht nachzuweisen.

Im nächsten Stadium (Stadium 41) hat sich die Ganglienanlage bedeutend vergrössert. Während sie vorher nur in der mittleren Höhe der Labyrinthblase vorhanden war, erstreckt sie sich jetzt bis an den unteren Rand des Bläschens nach ab- und vorwärts und ist dem vorderen und dem medialen Contour der Bläschenwand angelagert. Neben centralen Fasern sind in diesem Stadium auch schon periphere Fasern zwischen Neuroepithelanlage des Bläschens und dem Ganglion, desgleichen periphere Facialisfasern nachzuweisen, die zum Theil über die Ganglionanlage hinweg centralwärts ziehen, zum Theil in den oberen

---

1) Durch den Einwand HARRISON's (Anatom. Anzeiger 1903) wird diese Deutungsweise nicht alterirt.

Abschnitt des Ganglion einstrahlen, in welchem die Nervenzellen heller gefärbt und grösser sind als im übrigen Ganglion. Das Ganglion acustico-faciale ist von einer Mesodermhülle umschlossen. Die Nervenzellen sind, abgesehen von dem obersten, dem Facialis angehörenden Theile, unter einander fast durchaus gleich gross und stark tingirt (Taf. V, Fig. 29).

Im Stadium 42 ist das Ganglion acusticum 220 μ lang und misst im grössten Querschnitte 130 μ. Es reicht ungefähr von der Höhe der Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus in den Saccus communis bis an das distale Ende der Pars inferior und ist fast vollständig an der medialen Seite des Labyrinthes, somit zwischen Labyrinth und Medullarrohr gelegen. Centralwärts hängt es durch kurze Fasern mit dem Medullarrohr zusammen. In der Peripherie können, abgesehen vom Nervus facialis, der das gleiche Verhalten wie im Vorstadium zeigt, zwei Fasergruppen unterschieden werden. Die Fasern der ersten Gruppe begeben sich vom Ganglion an den vorderen Contour des Hörbläschens und sind, entsprechend der zurückgelegten Wegstrecke, ziemlich lang. Die Fasern der zweiten Gruppe treten an das Neuroepithel der medialen Bläschenwand und der medialen Seite der Pars inferior heran und sind, da das Ganglion unmittelbar bis an diese Epithelabschnitte reicht, ausserordentlich kurz.

Im Stadium 43 stellt das Ganglion acusticofaciale noch eine einheitliche Anlage dar, doch zeigen sich schon gewebliche und histologische Unterschiede zwischen dem akustischen und facialen Antheil des Ganglion, welche an anderer Stelle Besprechung finden (p. 13). Der akustische Theil des Ganglion ist 320 μ lang und zeigt 250 μ Querschnittsdurchmesser.

Im Stadium 44 hat sich die Ganglionanlage auf 330 μ Länge und 340 μ Querschnittsdurchmesser vergrössert. Die zwischen Hirnstamm und Ganglion vorhandenen Fasern stellen noch einen einzigen Faserzug dar. Der Nervus octavus zerfällt dagegen in den Nervus utriculo-ampullaris und einen zweiten Abschnitt, der aus dem Zusammenfluss aller übrigen Nervenäste (Nervus saccularis, Nervus ampullaris inferior, Nervus basilaris, Nervus lagenae) hervorgeht.

Im Stadium 45 ist das Ganglion acusticofaciale 480 μ lang und ergiebt runden Querschnitt von 300 μ grösstem Durchmesser.

Im Stadium 46 hat die Ganglionanlage im Umfang etwas gewonnen und ist in der breiten Oeffnung, welche die Labyrinthkapsel in diesem Stadium an der dem Hirnstamm zugewendeten Seite zeigt, gelegen.

Im Stadium 47 tritt nun zum ersten Male eine Theilung des Ganglion acusticum in zwei unter einander zusammenhängende Abschnitte auf. Der obere Theil ist grösser als der untere, auch sind die Ganglienzellen im ersteren dichter gelagert. Im grössten Querschnitte zeigen die beiden Abschnitte 330 μ und 130 μ Durchmesser. Der obere Ganglienabschnitt ist für den Nervus utriculo-ampullaris, der untere für alle übrigen Nervenäste bestimmt. Es zeigt sich somit am Ganglion acusticum in diesem Stadium eine Theilung, welche sich am peripheren Hörnerven in einem viel jüngeren Stadium (Stadium 42) vollzogen hat.

Im Stadium 47 ist auch das Ganglion geniculi von dem Ganglion acusticum bereits getrennt. Am peripheren Acusticus können in diesem Stadium 3 Aeste unterschieden werden: ein oberer Ast: Nervus utriculoampullaris, ein mittlerer Ast: Nervus sacculo-ampullaris und Nervus maculae neglectae ampullaris und ein unterer Ast: Nervus basilaris und Nervus lagenae. In seiner Lage stimmt das Ganglion noch mit dem des Stadium 46 überein. Central vom Ganglion bildet der Nervus acusticus einen einzigen Faserzug, in welchen unweit vom Knieganglion auch der Nervus facialis einstrahlt.

Im Stadium 48 ist der untere Abschnitt des Ganglion acusticum neuerdings in zwei mit einander zusammenhängende, aber gegenseitig gut begrenzbare Ganglientheile gegliedert, so dass nun das gesammte Ganglion acusticum sich aus 3 Ganglienzellhaufen zusammensetzt, die als Ganglion vestibulare

superius, Ganglion vestibulare inferius und Ganglion basilare zu bezeichnen sind. Das obere Vestibularganglion ist am Eingange des kurzen Meatus auditorius internus gelegen, 325 μ lang und von elliptischem Querschnitt (460 μ : 300 μ). Es erstreckt sich unter allmählicher Verschmälerung durch den kurzen, inneren Gehörgang bis an die laterale Wand des Utriculus, so dass die vom Utriculus und den beiden vorderen Ampullen kommenden Nervenäste schon nach kurzem Verlaufe in ihr Ganglion einstrahlen. Hierbei vereinigen sich in centripetalem Verlaufe zunächst der Nervus ampullaris superior und der Nervus ampullaris lateralis zu einem einzigen Aste, in welchen sodann der Nervus utriculi einstrahlt. Das Ganglion vestibulare inferius ist in der Tiefe des inneren Gehörganges gelegen und ist für den Nervus saccularis und den Nervus ampullaris inferior sowie den mit dem letzteren vereinigten Nervus maculae neglectae ampullaris bestimmt. Der Nervus ampullaris inferior verläuft eine ziemlich lange Strecke frei durch den perilymphatischen Raum, nimmt das kurze, von der Macula neglecta kommende Aestchen auf und vereinigt sich kurz vor dem Eintritt in das Ganglion mit dem Nervus saccularis. Der untere Theil des Ganglion acusticum, das Ganglion basilare, stellt einen Ganglienzellstreifen dar, welcher die Pars basilaris in voller Länge an ihrer axialen Seite begleitet. Der distale Theil dieses Ganglion, der für die von der Macula lagenae kommenden Fasern bestimmt ist, weist relative Selbständigkeit auf und ist durch eine circuläre Einschnürung von dem übrigen Abschnitt isolirt. Die peripheren Fasern erstrecken sich vom Ganglion zum mittleren Theile der Pars basilaris annähernd in rein radialer Richtung. Im proximalen Theile der Pars basilaris erscheinen sie rückläufig gegen das Ganglion angeordnet. Der Nervus lagenae verläuft fast vollständig vom Nervus basilaris getrennt.

Der Nervus basilaris und Nervus lagenae sind durchaus in perilymphatisches Gewebe eingebettet, in welches auch das Ganglion aufgenommen ist. Das Gewebe ersetzt die bei *Echidna* fehlende Lamina spiralis primaria und den wenigstens in diesem Stadium noch nicht vorhandenen Tractus foraminosus. Das Ganglion basilare erscheint somit unter den Theilen des Ganglion acusticum am weitesten peripheriewärts vorgeschoben. Kurz vor dem Eintritt in das Ganglion ist der obere Theil des Nervus basilaris mit dem Nervus sacculo-ampullaris durch einige Nervenfaserzüge verbunden.

Der Nervus facialis isolirt sich in der Höhe des oberen Vestibularganglion vom Nervus acusticus und tritt sodann in einen isolirten Knorpelkanal ein. Am Beginne dieses Kanales ist das kleine spindelförmige Ganglion geniculi gelegen, in welches der Nervus facialis ungefähr mit der Hälfte seiner Fasern einmündet, während der übrige Stamm an der lateralen Seite des Ganglion vorüberzieht. Peripherwärts vom Ganglion vereinigen sich sodann wieder die Ganglienfasern mit dem übrigen Facialisstamm. Centralwärts von seinem Ganglion ist der Facialis an der Oberseite des Acusticus in einer entsprechenden Rinne gelegen, er zeigt daselbst annähernd runden Querschnitt von 100 μ Durchmesser.

Das Ganglion geniculi, das 600 μ lang ist und am Querschnitte 120 μ Durchmesser besitzt, tritt durch einen Nervenfaserstrang mit dem oberen Vestibularganglion in Verbindung. In dem zwischen Ganglion und Hirnstamm gelegenen Nervenabschnitt lassen sich mehrere, auf mehr weniger lange Strecken isolirt laufende, dünne Nervenästchen nachweisen. Diese schliessen sich bald dem Acusticus, bald dem Facialis an und finden grösstentheils in den beiden Vestibularganglien und nur zum geringen Theile im Facialis, bezw. im Ganglion geniculi ihre periphere Endigung.

Im Stadium 49 hat das Ganglion acustico-faciale an Grösse zugenommen. Die Lage des oberen und mittleren Abschnittes im inneren Gehörgange ist dieselbe geblieben. Der untere Abschnitt, der an seinem proximalen Theile dem häutigen Rohre ziemlich nahe gerückt ist, tritt im distalen vom häutigen Kanal axialwärts zurück, so dass das Ganglion im distalen Theile der Pars basilaris vom häutigen Rohre weiter entfernt gelegen ist als im proximalen. Das Knieganglion zeigt in der Ansicht von oben annähernd drei-

eckige Form. Eine Anastomose zwischen dem Ganglion geniculi und dem oberen Vestibularganglion, die noch im Vorstadium bestand, kann im Stadium 49 nicht mehr nachgewiesen werden.

Im Stadium 51 zeigt der Nervenganglienapparat nur Veränderungen, die aus der Grössenzunahme des Labyrinthes und der Nerven folgen. Die den Nervus utriculoampullaris zusammensetzenden Aeste zeigen sich auf eine längere Strecke als früher selbständig und vereinigen sich erst kurz vor ihrer Einmündung in das obere Vestibularganglion, nachdem sie eine grosse Strecke innerhalb des Vestibulum der Labyrinthkapselwand angelagert verlaufen sind. Auch der Nervus ampullaris inferior ist in ausgedehnter Strecke in centripetalem Laufe innerhalb des Vestibulum der Knorpelwand angelagert. Er nimmt das von der Macula neglecta kommende Aestchen auf und gelangt durch einen kurzen, den Knorpel durchsetzenden Kanal zum Ganglion vestibulare inferius. Das Ganglion basilare besteht in dem der Papilla basilaris angehörenden Theile aus einem strangartig festgefügten Ganglion, während am distalen Ende, welches für die von der Macula lagenae kommenden Fasern bestimmt ist, das Ganglion zerklüftet ist und die Ganglienzellen darin locker angeordnet sind. In diesem Stadium findet sich das Ganglion lagenae vom Ganglion basilare vollkommen isolirt.

An der jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge finden sich annähernd dieselben Verhältnisse am Nervenganglienapparate vor, welche sich an der erwachsenen *Echidna* ergeben haben. Ich verweise auf die Beschreibung (s. p. 51, 52) und auf die folgenden Ausführungen, welche die Erörterung dieser Theile an der erwachsenen *Echidna* zum Gegenstand haben.

An der erwachsenen *Echidna* zerfällt der Ganglienapparat des Acusticofacialisgebietes in drei Theile: Ganglion geniculi, Ganglion vestibulare und Ganglion basilare. Das Vestibularganglion, welches das grösste der vorhandenen Ganglien darstellt, kann in einen oberen und unteren Abschnitt gegliedert werden, welche durch Ganglienzellen und Nervenfasern mit einander in breitem Zusammenhange stehen. Ausserdem sind diese beiden Ganglien nicht durch einen soliden Zellhaufen repräsentiert, sondern von Nervenfaserbündeln reichlich durchzogen. In das obere Vestibularganglion strahlt der Nervus utriculo-ampullaris ein, in das untere der Nerv des Sacculus, der Ampulla inferior und der Macula neglecta ampullaris. Das obere Vestibularganglion ist etwas grösser als das untere. Das Ganglion basilare ist in Form eines länglichen Ganglienzellstreifens der Verlaufsrichtung des mittleren Theiles des Pars basilaris parallel angeordnet und axial von dem häutigen Rohre, von reichlichem Bindegewebe umschlossen, gelagert. Nach aufwärts erstreckt sich das Ganglion basilare bis an das Ganglion vestibulare inferius, mit welchem es durch Nervenzellen und Nervenfasern zusammenhängt. Distal findet es seinen Abschluss mit einem relativ selbständigen Theil, welcher die von der Lagena kommenden Nervenfasern aufnimmt. Das Ganglion geniculi ist verhältnissmässig klein, entsendet einen kurzen Ganglienzellstreifen in den von ihm abgehenden Nervus petrosus superficialis und zeigt keinen Zusammenhang mit dem oberen Vestibularganglion. Das obere Vestibularganglion und der obere Acusticusast (Nervus utriculo-ampullaris) sind als durchaus selbständig anzusehen. Der mittlere Ast dagegen (Nervus saccularis, Nervus maculae neglectae, Nervus ampullaris inferior) vereinigen sich centralwärts mit dem unteren zu einem einzigen Stamme, und schon in der Höhe des unteren Vestibularganglion zeigt der Nervus basilaris Anastomosen mit dem mittleren Acusticusaste.

Der Nervus facialis tritt mit ungefähr der Hälfte seiner Fasern in das Ganglion geniculi ein. Im Uebrigen zieht er über das Ganglion hinweg. Der Nervus intermedius ist in derselben Form wie im Stadium von 42 mm Kopflänge nachweisbar.

Nach diesem Verhalten ergiebt sich an der erwachsenen *Echidna* vollkommene Uebereinstimmung der Ramification des Nervus acusticus dieses Thieres mit dem Acusticus der höheren Säuger, wenn man davon absieht, dass die höheren Säuger keine Macula neglecta, somit auch keinen ihr entsprechenden Nervenast besitzen.

Der Acusticus setzt sich dementsprechend aus zwei Aesten zusammen, einem oberen, dem Nervus utriculo-ampullaris, und einem unteren, der alle übrigen Nervenäste umfasst. Der untere Ast lässt allerdings eine weitere Theilung in zwei Abschnitte zu, und danach resultirt die ebenso berechtigte Eintheilung des Nervus acusticus in drei Aeste:

1) Ramus superior acustici = Nervus utriculo-ampullaris,
2) Ramus medius acustici = Nervus sacculo-ampullaris + Nervus maculae neglectae ampullaris,
3) Ramus inferior acustici = Nervus basilaris + Nervus lagenae.

An der Eintrittsstelle in den Hirnstamm ergiebt sich der Nervus acustico-facialis als ein von oben nach unten abgeplatteter Nerv, an dessen medialer Seite der Nervus facialis sich anatomisch isoliren lässt. Im Verlaufe gegen die Peripherie bleibt der Nervus facialis stets an der Oberfläche des Nervus acusticus gelegen, schiebt sich jedoch immer mehr lateralwärts und verlässt endlich, in seinen Knochenkanal ablenkend, knapp unterhalb des Ganglion geniculi den Nervus acusticus als spulrunder Nerve. Der Ganglienapparat des Nervus acustico-facialis ist im Fundus des inneren Gehörganges, zum Theil innerhalb der Labyrinthkapsel (Ganglion basilare) gelegen.

Bis zu bestimmten Altersstufen haben sich nun im Ductus endolymphaticus und in unmittelbarer Nähe der Einmündungsstelle dieser Kanäle in den Saccus communis bezw. in den Sacculus und ebenso im Ductus reuniens Neuroepithelanlagen gefunden. Die genaue Untersuchung der Serienschnitte ergiebt mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass in diesen genannten Stadien die Neuroepithelanlagen im Ductus endolymphaticus und Ductus reuniens, die hier continuirlich mit dem Neuroepithel der Umgebung zusammenhängen, auch von Nervenfasern versorgt werden. Ein exacter Nachweis des Bestandes derartiger Fasern ist nach den verwendeten histologischen Untersuchungsmethoden nicht für alle Stadien zu erbringen. Sicher ist andererseits, dass in späteren Stadien, in welchen an den genannten häutigen Theilen die Neuroepithelanlage eine Rückbildung erfährt, keine Nervenfasern in diesen Regionen vorhanden sind.

In histologischer Beziehung verdient das Ganglion acustico-faciale einiges Interesse: Nachdem ursprünglich das ganze Ganglion durch einen einheitlichen Nervenzellhaufen repräsentirt wird, in welchem die Zellen untereinander fast vollkommen gleich gross, gleichmässig dicht gelagert und gleich stark gefärbt erscheinen, stellen sich im Laufe der Entwickelung charakteristische Unterschiede der einzelnen Abschnitte des Ganglion acustico-faciale in Grösse, Färbbarkeit und Lagerung der Ganglienzellen ein. Ueber die Grössenentwickelung der Ganglienzellen ist Folgendes zu sagen: Im Stadium 40 zeigt sich das Ganglion durchaus aus beinahe gleich grossen Zellen zusammengesetzt. Im Stadium 41, in welchem das Ganglion gleichfalls noch einen einheitlichen Zellhaufen darstellt, finden sich dagegen am oberen Ganglienpol, der für den Facialis bestimmt ist und dem späteren Knieganglion entspricht, grössere und heller gefärbte Ganglienzellen als im übrigen Ganglion. Für die nächstfolgenden Stadien erhalten sich zunächst diese Unterschiede und ergeben sich folgende Zahlen:

Nervenzellengrösse im Ganglion acustico-faciale.

	a) akustischer Abschnitt	b) facialer Abschnitt
Stadium 43	4 : 5 μ	5 : 7 μ
Stadium etwas älter als 43	4 : 5 μ	5 : 7 μ

Nervenzellengrösse im Ganglion acusticofaciale.

	a) akustischer Abschnitt	b) facialer Abschnitt
Stadium 44	4 : 6 μ	7 : 9 μ
„ 45	4 : 6 μ	8 : 10 μ
„ 46	4 : 6 μ	8 : 10 μ

Im Stadium 47 ist auch am akustischen Theile des Ganglion eine weitere Differenzirung eingetreten, die (s. o.) in den nächstfolgenden Stadien noch zunimmt und zur Unterscheidung des Ganglion vestibulare superius, inferius und des Ganglion basilare führt. Die Zellgrössen verhalten sich dabei folgendermaassen:

	Ganglion vestibulare superius	inferius	basilare	geniculi
Stadium 47	5 : 7 μ	3 : 5 μ		16 : 18 μ
„ 48	12 : 15 μ	12 : 15 μ	6 : 8—8 : 10 μ	16 : 21 μ
„ 49	8 : 11 μ	8 : 11 μ	6 : 8 μ	18 : 21 μ
„ 51	11 : 13—13 : 19 μ	11 : 13—13 : 19 μ	9 : 11 μ	21 : 27 μ
Stadium von 42 mm Kopflänge	22 : 25 μ	22 : 25 μ	10 : 12 μ	20 : 25—30 : 35 μ
erwachsene *Echidna*	26 : 32 μ	26 : 32 μ	24 : 28 μ	30 : 40 μ

Aus dieser Tabelle geht zunächst hervor, dass im Laufe der Entwickelung die Ganglienzellen aller Theile des acustico-facialen Ganglion an Grösse zunehmen. Die Ganglienzellen im akustischen Theile vergrössern sich im Laufe der Entwickelung von Stadium 43 bis zur erwachsenen *Echidna* auf ungefähr das Sechsfache der ursprünglichen Grösse. Schon frühzeitig (Stadium 43) treten Unterschiede in der Zellgrösse im akustischen und facialen Antheile des Ganglion hervor, welchen zufolge die Zellen des ersteren kleiner erscheinen als die des letzteren. Und so finden wir im Stadium 46, in welchem der akustische Theil des Ganglion noch eine einheitliche Masse darstellt, 4 : 6 μ als Grösse der Ganglienzellen im akustischen gegen 8 : 10 μ im facialen Theile.

Im weiteren Entwickelungsgange treten nun auch Unterschiede in der Zellgrösse der einzelnen Abschnitte des akustischen Ganglion auf und an einer jungen *Echidna* von 42 mm Kopflänge ergiebt sich dann:

1) Im ganzen acustico-facialen Ganglion sind die Zellen des Ganglion basilare die kleinsten, die des Ganglion geniculi die grössten.

2) Die Zellen des Ganglion basilare ergeben durchschnittlich die Hälfte der Grösse der Zellen der Vestibularganglien (10 : 12 μ gegen 22 : 25 μ).

3) Die Zellen des Ganglion geniculi variiren unter einander an Grösse. Die kleinsten unter ihnen stimmen in ihrer Ausdehnung mit den Zellen des Vestibularganglion überein, die grösseren (und diese bilden den überwiegenden Theil des Ganglion) sind ungefähr um die Hälfte grösser als die Zellen der Vestibularganglien (s. Tabelle).

Die Ganglienzellen selbst zeigen sich in allen Theilen des acusticofacialen Ganglion als bipolare, nach dem Typus der Spinalganglienzellen geformte Nervenzellen. Sie besitzen einen gut erkennbaren Kern und Kernkörperchen und eine stark lichtbrechende, glänzende Hülle als Abkömmling der markhaltigen Scheide der zugehörigen Nervenfasern. Diese Markhüllen der Ganglienzellen enthalten an einzelnen Stellen stark tingirte, ovoide oder spindelförmige Kerne. Im Ganglion geniculi besitzen die Zellen ein heller gefärbtes Protoplasma und grössere, heller tingirte Kerne als im akustischen Abschnitt des Ganglion. Die Ganglienzellen selbst erscheinen ursprünglich in allen Theilen des Ganglion gleich dicht gelagert. Im Laufe der Entwickelung erfahren nun vor allem die Vestibularganglien und späterhin auch das relativ selbständige

Ganglion lagenae eine Zerklüftung durch Zertheilung der Ganglienzellen in einzelne Haufen, die von verschieden dicken Nervenfaserbündeln durchzogen werden.

Das Ganglion basilare stellt einen verhältnissmässig compacten Ganglienstreifen dar, erreicht aber trotzdem bei weitem nicht die scharfe Begrenzung, welche dieses Ganglion bei den höheren Säugethieren besizt. Auch an ihm tritt an manchen Stellen Theilung des Ganglienzellhaufens in einzelne Ganglienzellgruppen ein, und in Textfig. 13, p. 58, ist ein an *Echidna* keineswegs seltener Befund dargestellt, in welchem sich im Querschnitte das Ganglion basilare in der Gestalt dreier distincter Zellhaufen getroffen zeigt.

Die Faserdicke des Nervus acusticofacialis beträgt im Stadium 49 $2\,\mu:4\,\mu$ in Stamm und Aesten des Acusticus und $4\,\mu:6\,\mu$ im Nervus facialis. Im Stadium 51 ergiebt sich als mittlerer Faserdurchmesser für die Vestibularisfasern $4\,\mu$, für die Basilarisfasern $2\,\mu$, für die Facialisfasern $6\,\mu$. Diese Faserdicke erhält sich auch späterhin, und die Messungen der Nervenfasern an der erwachsenen *Echidna* ergeben die gleichen Zahlen. Es zeigt sich somit, dass die Faserdicke sich den Ganglienzellen entsprechend verhält: Der Facialis, dessen Ganglion aus grösseren Zellen aufgebaut ist als das Ganglion acusticum, enthält die dicksten, der Nervus basilaris, dessen Ganglion die kleinsten Ganglienzellen aufweist, die feinsten Fasern. Der Nervus vestibularis hält in der Faserdicke wie auch in der Zellgrösse seiner Ganglien ungefähr die Mitte zwischen beiden.

In diesem Verhalten stimmt die *Echidna* vollkommen mit den höheren Säugethieren überein. Ich verweise hier auf meine eigenen Untersuchungen über das Ganglion acusticofaciale höherer Säugethiere (4), in deren Verlaufe ich rücksichtlich der vergleichenden Zellgrösse und Fasercaliber zu den gleichen Resultaten gekommen bin wie bei *Echidna*.

Der periphere Acusticofacialis ist bei *Echidna* markhaltig. Am Eintritt des Nerven in den Hirnstamm endigen die Markscheiden, und der Querschnitt der Nerven wird in Folge dessen unvermittelt kleiner. In dieser Hinsicht stimmt der Acusticofacialis der *Echidna* vollkommen mit dem Acusticus der höheren Säugethiere überein.

Entwickelung und Bau des perilymphatischen Gewebes.

Das perilymphatische Gewebe[1]) stammt embryologisch von demjenigen mesodermalen Gewebe des Kopfes, welches in der nächsten Umgebung der Labyrinthanlage gelegen ist und das schon im Stadium 40 die Labyrinthblase in circulären Lagen umgiebt (Taf. V, Fig. 28). In diesem Stadium ist das mesodermale Gewebe in craniocaudaler Richtung reichlicher vorhanden als in mediolateraler Richtung. Besonders im oberen Theile des Hörbläschens ist der Epithelcontour des Bläschens auf der medialen Seite dem Medullarrohr, auf der lateralen der Kopfepidermis fast bis zur Berührung genähert. Nur eine schmale Zone mesodermalen Gewebes ist eingeschoben. In dem nächstfolgenden Stadium findet rund um das Bläschen eine Verbreiterung und eine Verdichtung des mesodermalen Bindegewebes statt, und auch das Ganglion acustico-faciale ist von einer verdichteten mesodermalen Bindegewebsschicht umgeben (Stadium 41). Weiterhin (Stadium 42) wird das mesodermale Gewebe an der medialen Seite des Labyrinthbläschens wieder

1) In der Nomenclatur bin ich derjenigen Eintheilung gefolgt, die ich für das perilymphatische Gewebe der höheren Säuger gelegentlich eigener Untersuchungen über das Labyrinthpigment (3) aufgestellt habe, und spreche danach von einer endostalen perilymphatischen Zone, welche die Innenfläche der Labyrinthkapsel bekleidet, einer subepithelialen Zone, die den häutigen Wandtheilen angeschlossen ist (stellenweise unter Zwischenschiebung einer structurlosen, homogenen Zone) und von manchen Autoren als Lamina propria der membranösen Wand bezeichnet wird, und von der intermediären Schicht, welcher vor allem die Fixation des Labyrinthes in der Labyrinthkapsel obliegt, die sich den Nervenzügen entlang erstreckt und an der Pars inferior ein ligamentartiges Bindegewebspolster formirt.

locker, das Netz grobmaschig, während sich an die laterale Bläschenwand dicht gefügtes, zell- und kernreiches Bindegewebe in einer ungefähr 70 μ breiten Schicht anschliesst (Taf. V, Fig. 31, 32). Auch das Ganglion acustico-faciale, welches zu dieser Zeit vom vorderen Contour des Bläschens fast vollständig auf den medialen verschoben erscheint, wird von lockerem Bindegewebe umgeben.

Während der nun eintretenden, raschen Längenzunahme des Labyrinthes unter Entwickelung des Processus inferior erfährt auch das perilymphatische Gewebe eine neue Veränderung. Die verdichtete Zone bleibt auf den oberen Theil der lateralen Wand, im Grossen und Ganzen auf die laterale Wand der späteren Pars superior beschränkt, während der Processus inferior wie die ganze mediale Wand und der Ductus endolymphaticus von lockerem Bindegewebe umgeben sind, das vollkommen mit dem mesodermalen Gewebe, welches die Hirnbläschen umgiebt, übereinstimmt (Stadium 43).

Im Stadium „etwas älter als 43“ findet sich das Labyrinthbläschen in voller Längsausdehnung nach aussen von einer dicht gefügten, perilymphatischen Gewebszone bedeckt. An der medialen Seite ist das perilymphatische Gewebe im Bereiche der Pars superior locker angeordnet und nur im Bereiche der Pars inferior engmaschig.

In Stadium 44, in welchem bereits ausgedehnte Theile des Schädels verknorpelt sind, ist das perilymphatische Gewebe fast in allen Abschnitten gleich dicht angeordnet. Nur an manchen Stellen erscheinen die Faserzüge ein wenig auseinandergewichen oder unter Entstehen einer schmalen, hyalinen subepithelialen Zone vom Epithel abgerückt. Am dichtesten ist das Bindegewebe in dem von den Bogengängen umschlossenen körperlichen Winkel angeordnet, in dessen Centrum in geringer Ausdehnung bereits Vorknorpel constatirt werden kann. Am Rande der Durchbruchsöffnung der Bogengangtaschen sind die spindelförmigen Bindegewebszellen mit ihren Längsaxen nach dem Längsverlaufe der betreffenden Bogengänge orientirt und in die Richtung der zu Grunde gegangenen Abschnitte der Taschen gerückt.

In Stadium 46 ist die seitliche Schädelwand bereits auf ausgedehnte Strecken hin verknorpelt. Ductus und Saccus endolymphaticus sind von lockerem, perilymphatischen Gewebe umzogen. Während an der lateralen Seite des Labyrinthes die Labyrinthkapsel bereits verknorpelt ist, ist gegen das Hirnrohr das häutige Labyrinth durch lockeres perilymphatisches Gewebe gedeckt (Taf. VII, Fig. 40b). Dieses Gewebe zeigt mit dem Plexus chorioideus den gleichen Zusammenhang wie im Stadium 48. Das perilymphatische Gewebe an der lateralen Seite des häutigen Labyrinthes ist im Bereiche der Pars superior, besonders den Bogengängen entlang, dichter angeordnet als an der Pars inferior. Der Stapes ist an seiner dem Vestibulum zugekehrten Endfläche von einer bindegewebigen Faserplatte überzogen, die durch den Stapes ein wenig in das Vestibulum vorgedrängt erscheint. Vor und unter dem Vorhofsfenster findet sich die Anlage des Schneckenfensters, das gleichfalls durch eine Bindegewebsplatte verschlossen ist, welche die erste Anlage der Membrana tympani secundaria repräsentirt. An beide Bindegewebsplatten ist in der Richtung des häutigen Labyrinthes das perilymphatische Gewebe continuirlich angeschlossen. Eine mässige Verdichtung der perilymphatischen Gewebe ist auch in der Umgebung des Ganglion acustico-faciale und der regionären Nervenzüge zu beobachten.

Im Stadium 47 tritt zum ersten Male in der Region der späteren Cisterna perilymphatica vestibuli ein perilymphatischer Raum von einiger Ausdehnung auf. In der Umgebung dieses Raumes ist das perilymphatische Gewebe locker angeordnet, ohne dass es an irgend einer anderen Stelle zur Bildung grösserer zusammenhängender Hohlräume gekommen wäre. An den Bogengängen, sowie an dem Ductus endolymphaticus wird noch dichtes perilymphatisches Gewebe getroffen, wobei die mächtige Entfaltung sowohl der endostalen als der supepithelialen Schichte hervorgehoben werden muss. Zwischen die subepitheliale Schicht und das Epithel ist an umschriebener Stelle eine hyaline, schmale Zone eingeschoben (Substantia propria

Rüdinger's), die bei Färbung mit Cochenillealaun blassroth tingirt erscheint und auch unter starker Vergrösserung keine weitere Structur erkennen lässt.

Im Stadium 48 findet sich in der Umgebung der hinteren, oberen Wand des Utriculus ein grosser perilymphatischer Raum, an den Bogengängen, am Ductus und Saccus endolymphaticus nur weitmaschiges, perilymphatisches Gewebe. Der Ductus endolymphaticus ist wie im vorherigen Stadium in weitmaschiges Bindegewebe eingebettet, und zwischen seinem oberen, verbreiterten Ende (Saccus endolymphaticus) und dem Medullarrohr eine perilymphatische Gewebsschicht eingeschaltet. Das obere Ende des Saccus endolymphaticus reicht bis an den Plexus ventriculi quarti, mit dessen Bindegewebe das perilymphatische Gewebe des Ductusendes continuirlich zusammenhängt (Taf. VIII, Fig. 43a). In derselben Region ergiebt sich auch ein vereinzelter bindegewebiger Zusammenhang der äusseren Fläche des Saccus endolymphaticus mit der Oberfläche des Cerebellum in Form einer schmalen, mesodermalen Gewebsplatte (Taf. VIII, Fig. 44a). [Die Labyrinthkapsel ist in ihrer Entwickelung am weitesten im Bereiche des Bogengangwinkels vorgeschritten, woselbst in ziemlicher Ausdehnung Knorpel getroffen wird.] An der Pars basilaris findet sich im mittleren Theile derselben ein grösserer perilymphatischer Raum, entsprechend dem ersten Auftreten der Scala vestibuli. Sonst ist an der Pars inferior wie an der Pars superior grösstentheils lockeres, perilymphatisches Gewebe vorhanden, welches unter anderem auch die Lagena und den Isthmus lagenae an ihren axialen Wandtheilen umgiebt, während sie in ihren peripheren Wandtheilen, sowie dem entsprechenden Abschnitte der ganzen Pars basilaris durch besonders dichtes Bindegewebe, das spätere Ligamentum spirale, an der Kapselwand befestigt sind. An den Nervenfasern, die von der Papilla basilaris centralwärts ziehen und fächerartig angeordnet sind, formirt das perilymphatische Bindegewebe in besonders dichter Anordnung eine obere und untere Deckschicht, welche topographisch den beiden Blättern der Lamina spiralis ossea der höheren Säugethiere entsprechen. Der besondere Faserreichthum der endostalen und subepithelialen Bindegewebsschichte muss hervorgehoben werden.

Im Stadium 49 ist die Cisterna perilymphatica vestibuli bereits vorhanden. Sie besitzt in Folge der relativen Kleinheit des Vestibulum bei *Echidna* nur geringen Umfang und ist fast lediglich auf die Region des Vorhoffensters beschränkt. Das epitheliale Labyrinth zeigt überall eine dicke Bindegewebsgrundlage, die sich stellenweise zu einem Polster verdickt. Das Letztere gilt vor allem für diejenigen Abschnitte des Labyrinthes, die nach vollendeter Entwickelung durch festgefügtes Gewebe an die Kapselwand angeschlossen erscheinen (Sacculus, Ductus reuniens, Caecum vestibulare, Pars basilaris, Lagena). An der äusseren Seite der peripheren Wand der Pars basilaris findet sich das Bindegewebslager wie im Stadium 48 bereits in der Form des späteren Ligamentum spirale verdichtet. Das Ligament läuft der Pars inferior entlang und verbreitert sich gegen das untere Ende derselben. So kommt es, dass das Ligamentum spirale sich im oberen Theile der Pars basilaris nur längs der lateralen Wand des häutigen Rohres erstreckt. Dagegen werden der untere Theil der Pars basilaris, der Isthmus lagenae und die Lagena selbst an drei Seiten ihrer Circumferenz von der Ligamentschicht umschlossen. Im Uebrigen erscheint die intermediäre Zone des perilymphatischen Gewebes grobmaschig. Ausser der Cisterna perilymphatica vestibuli sind von den grösseren perilymphatischen Räumen nur Theile der Scala vestibuli (im mittleren und distalen Abschnitte der Pars basilaris) bereits vorhanden. Centralwärts verdichtet sich das Bindegewebe besonders um die Nervenäste und zeigt hier den gleichen Bau wie in Stadium 48.

Im Stadium 51 lässt das perilymphatische Gewebe überall eine deutliche Gruppirung in die drei von mir unterschiedenen Zonen, die endostale, intermediäre und subepitheliale, erkennen. Die endostale besteht wie die subepitheliale aus geschichtetem Bindegewebe, dessen Faserzüge dem Wandverlaufe der Labyrinthkapsel, bezw. der membranösen Theile folgen. Die intermediäre Zone verhält sich in den einzelnen Labyrinth-

abschnitten verschieden. An der Convexität der Bogengänge stellt sie ein ziemlich dichtes, schmales Netzwerk dar, durch welches die Bogengänge an die endostale Schicht fixirt sind, an der Concavität der Bogengänge ein weitmaschiges Netzwerk, das stellenweise sogar grössere zusammenhängende Hohlräume aufweist. Das Netzwerk der intermediären Zone hängt mit dem grossen perilymphatischen Raume im Vestibulum, der Cisterna perilymphatica vestibuli, die in diesem Stadium in vollem Umfange entwickelt ist, zusammen. Nach abwärts setzt sich die Cisterna perilymphatica vestibuli in die Scala vestibuli fort, die in der Höhe des Isthmus lagenae blind endet. In ihrem Verlaufe vom Vestibulum zur Lagena zeigt die Scala vestibuli zunehmende Verkleinerung ihres Lumens, die sowohl durch die allmähliche Erweiterung der häutigen Pars basilaris als auch durch die Füllung der Scala mit perilymphatischem Gewebe hervorgerufen wird. Die Scala tympani ist nur im mittleren Theile der Pars basilaris als Hohlraum vorhanden, der axialwärts durch das Bindegewebe, welches die Faserzüge des Nervus basilaris begleitet, geschlossen erscheint. In der Richtung gegen den Vorhof findet die Scala tympani noch vor der Fenestra basilaris ihr blindes Ende. An sie schliesst sich fest gefügtes Bindegewebe an, welches mit der Labyrinthseite der Membrana tympani secundaria in Verbindung tritt. Distalwärts erfährt die Scala tympani eine allmähliche Verkleinerung und endet blind ein Stück vor der Scala vestibuli. Die allmähliche Verkleinerung und schliessliche Endigung der Scala wird durch die Senkung des häutigen Rohres gegen den Boden der Labyrinthkapsel und dadurch hervorgerufen, dass das breite Bindegewebspolster, welches das Ligamentum spirale darstellt, sich im distalen Theile der Pars inferior auch auf die Basalfläche des häutigen Rohres erstreckt und die Scalen füllt. Die beiden Scalen stehen, vom Helikotrema abgesehen, mit einander in keiner Communication.

Die feineren histologischen Vorgänge bei der Bildung der perilymphatischen Räume und des mehr oder minder gleichmässigen, perilymphatischen Netzwerkes scheinen die gleichen zu sein, welche auch bei den höheren Säugethieren zum Auftreten der perilymphatischen Räume führen. Die spinnenförmigen Bindegewebszellen schwellen etwas an und zeigen in diesem Stadium stellenweise sogar verstärkte Protoplasmafärbung. Nach dem histologischen Bilde muss man annehmen, dass bald darauf der Untergang der Zellen mit allmählicher Verflüssigung des Protoplasmakörpers beginnt. Besonders an der Wand der perilymphatischen Räume erblickt man frei endende Fortsätze von Bindegewebszellen oder Bindegewebszellen, die durchaus den Zusammenhang mit dem Maschenwerke verloren haben, endlich Kerne mit Resten einer Protoplasmahülle und anscheinend freie, mehr weniger blass tingirte Kerne. Der Zellkern scheint sich somit bei diesem Verflüssigungsprocesse kurze Zeit über den Untergang des Protoplasmas hinaus zu erhalten, da aber nur wenige solcher Kerne nachweisbar sind, muss man annehmen, dass die Kerne sehr bald nach dem Untergange des Zellleibes gleichfalls verflüssigt werden. An den Präparaten ergiebt sich kein besonderer färbbarer Inhalt der perilymphatischen Räume, wohl aber zeigt sich schwache Eosinfärbung im Bereiche des intermediären, perilymphatischen Balkenwerkes, ohne dass darin eine weitere Structur erkannt werden kann.

Im Stadium von 42 mm Kopflänge, in welchem die Labyrinthkapsel bereits zum Theil verknöchert ist, besteht zunächst überall eine ziemlich breite, endostale, perilymphatische Schicht, welche die Innenwand der Labyrinthkapsel überzieht, und welche am Vorhofsfenster auf die periostale Bekleidung der Stapesendfläche continuirlich übergeht und am Basilarisfenster sich auf die Membrana tympani secundaria fortsetzt. Die Lamina spiralis ossea primaria und secundaria fehlen vollständig und werden durch entsprechende Bindegewebsplatten ersetzt. Die subepitheliale Zone ist gleichfalls fast überall gut entwickelt. An manchen Stellen ist zwischen Epithel und Bindegewebsschicht eine structurlose, hyaline Zone (s. o.) eingeschoben Die subepitheliale Zone ist im Bereiche der Nervenendstellen verdichtet und geht von dort auf die intermediäre Zone über, welche sich hier den Nervenfaserzügen entlang erstreckt. Die intermediäre Zone ist in

Form eines lockeren Maschenwerkes an der oberen Wand des Utriculus zu finden, sie ist spärlich an den Bogengängen entwickelt. Ligamentartig verdichtet ist die intermediäre Zone an der Convexität der Bogengänge, an der axialen Wand des Sacculus, des Ductus reuniens und in Form eines dem übrigen Theile der Pars inferior entlang ziehenden Streifens (Ligamentum spirale). Sonst sind überall ausgedehnte perilymphatische Räume vorhanden, die unter einander communiciren. Die 3 grossen, perilymphatischen Räume an der Concavität der Bogengänge communiciren mit der Cisterna perilymphatica vestibuli, die sich nach abwärts verengt und continuirlich in die Scala vestibuli übergeht. Diese letztere zieht der ganzen Pars basilaris und dem Isthmus entlang und endet blind an der Lagena, nachdem vorher am Isthmus lagenae selbst unter Bildung des Helikotrema ein Zusammenfluss beider Scalen erfolgt ist. Die Scala tympani, die bedeutend kleiner ist als die Scala vestibuli, endet blind an der Membrana tympani secundaria und am Vorhofboden und erstreckt sich der Pars basilaris entlang unter allmählicher Grössenabnahme bis an das Helikotrema, durch welches sie sich mit der Scala vestibuli vereinigt. Das Helikotrema kommt bei *Echidna* in der gleichen Weise wie bei den höheren Säugethieren dadurch zu Stande, dass im distalen Theile des häutigen Kanales die Nervenfasern rückläufig angeordnet sind und somit das häutige Rohr und die peripheren Theile der Nervenäste sich in rein radialer Richtung weiter distalwärts erstrecken als die axialen. Da mit den Nervenzügen auch die Lamina spiralis, bezw. bei *Echidna* das begleitende Bindegewebe aufhort, so ergiebt sich hier an der Nervenfaserplatte ein freier, concaver Rand, der gegen die Lagena gerichtet ist und mit den nachbarlichen Contouren des Isthmus lagenae und der Lagena selbst eine Lücke, das Helikotrema, formirt. Im Bereiche des proximalen Theiles der Lagena ist in Form eines schmalen Spaltes die Scala vestibuli noch vorhanden, der grössere, distale Theil der Lagena füllt dagegen den ihm zur Verfügung stehenden Raum der Labyrintkapsel im Verein mit dem umgebenden Bindegewebe vollständig aus. An der Pars inferior ist, wie oben erwähnt wurde, die intermediäre perilymphatische Zone in Form zusammenhängender, perilymphatischer Gewebspolster entwickelt, die im Grossen und Ganzen zwei Züge erkennen lassen, einen peripheren, das Ligamentum spirale, und einen axialen, welcher die Nervenäste der Papilla basilaris und der Macula lagenae zwichen sich fasst und die Lamina spiralis ossea, welche bei *Echidna* fehlt, topographisch und functionell ersetzt.

Die perilymphatischen Räume selbst werden am Präparate ohne färbbaren Inhalt getroffen. Nur im Bereiche des vorhandenen dichten Maschenwerkes findet sich in demselben ein mit Eosin röthlichblau gefärbter Inhalt, der stellenweise homogen erscheint, an anderen Stellen zarte Kerne erkennen lässt. Besonders schön tritt er in dem Maschenwerk an der Convexität der Bogengänge auf. Ueber seine Natur bin ich nicht klar geworden. Dass er aus dem Untergange der Bindegewebezellen bei der Bildung der perilymphatischen Hohlräume hervorgegangen ist, scheint nicht wahrscheinlich, da er sich nicht an den Stellen der perilymphatischen Räume findet, sondern vielmehr dort, wo das intermediäre Maschenwerk persistirt. Möglicherweise handelt es sich um ein Kunstproduct, das im Laufe der Präparation entstanden ist, allerdings aber sodann eine bemerkenswerthe topographische Orientirung der membranösen Theile erkennen liesse.

Das die Nerven begleitende Bindegewebe zeigt im Stadium von 42 mm Kopflänge vollkommen den Charakter des Neurilemms. Am Saccus endolymphaticus setzt sich das perilymphatische Maschenwerk bis an die Oberfläche der Dura fort.

An der erwachsenen *Echidna* besitzt das perilymphatische Gewebe einen ähnlichen Bau wie im Stadium von 42 mm Kopflänge. Die Dicke der endostalen, perilymphatischen Zone ist bemerkenswerth. Auch die subepitheliale Zone hat sich an vielen Stellen in der Ausdehnung erhalten, in welcher wir sie im Stadium von 42 mm Kopflänge angetroffen, an anderen scheint sie stark verdünnt. Desgleichen ist die hyaline Zwischenschicht an vielen Stellen nachweisbar. Bezüglich der grossen perilymphatischen

Räume, der Cisterna perilymphatica vestibuli und der Scalen, stimmt die erwachsene *Echidna* mit dem Stadium von 42 mm Kopflänge überein. Eine Lamina spiralis ossea primaria und secundaria ist auch an der erwachsenen *Echidna* nicht vorhanden. Sie wird, wie im Stadium der Beuteljungen, durch entsprechend angeordnete Bindegewebsplatten ersetzt (Textfig. 13 *Lsp*, p. 58).

Ueberblickt man den zeitlichen Verlauf der Entwickelung der perilymphatischen Räume, so ergiebt sich, dass es bei der *Echidna* später zur Ausbildung der perilymphatischen Räume kommt als bei den höheren Säugethieren, und dass die Cisterna perilymphatica vestibuli (allerdings auch in Folge der relativen Kleinheit des Vestibulum) geringen Umfang erhält. Während die Scala vestibuli bei den höheren Säugern ontogenetisch von der Cisterna perilymphatica ausgeht, tritt die Scala vestibuli bei *Echidna* zum ersten Male im mittleren Theile der Pars basilaris auf und erhält erst später einen continuirlichen Zusammenhang mit der Cisterne. Ungleich später als bei den höheren Säugethieren erfolgt endlich bei *Echidna* auch die Ausbildung der Scala tympani und der Zusammenfluss der beiden Scalen an ihrem distalen Ende in Form des Helikotrema.

Pigmenteinschlüsse in den Zellen des perilymphatischen Gewebes finden sich zum ersten Male im Stadium 47, von da an in allen untersuchten Altersstufen, an der jungen und an der erwachsenen *Echidna*. Das Pigment tritt am Labyrinthe der *Echidna* nirgends in grösserer Menge auf und bildet nirgends Pigmentflecke oder Pigmentfelder, wie sie bei einer Reihe höherer Säugerklassen typisch zur Beobachtung gelangen. Das Ohrlabyrinth der *Echidna* ist zu den pigmentarmen Labyrinthen zu zählen.

Die Entwickelung der Labyrinthkapsel.

Im Folgenden ist über die Entwickelung der Labyrinthkapsel nur so weit berichtet, als es mir für das Verständniss der Entwickelung des häutigen Labyrinthes nothwendig erscheint. Die Morphologie der Labyrinthkapsel wird in einer späteren Arbeit noch ausführliche Erörterung finden.

Die erste Anlage der Labyrinthkapsel ist in dem verdichteten, mesodermalen Bindegewebe zu erblicken, das bereits im Stadium 42 die laterale Fläche des Labyrinthbläschens von aussen deckt (Taf. V, Fig. 33, 34 p_1). Während der nächstfolgenden Stadien setzt sich diese Verdichtung weiter nach abwärts der ganzen Labyrinthblase entlang und auch nach vorn fort. Eine knorpelige Labyrinthkapsel ist erst in relativ späten Stadien (45) vorhanden (Taf. VI, Fig. 40a). Die Verknorpelung beginnt in dem Bindegewebe, das den körperlichen Winkel, den die drei Bogengangebenen mit einander einschliessen, erfüllt. Von da aus entsteht unter allmählicher Vergrösserung des Knorpels eine knorpelige Schale, welche zunächst nur die Pars superior von der lateralen Seite her deckt und ihre Concavität der Labyrinthblase, ihre Convexität der Kopfepidermis zukehrt. Während der folgenden Stadien vergrössert sich diese Schale nach auf- und abwärts. Im Stadium 46 überdacht sie bereits den oberen Bogengang (Taf. VII, Fig. 40b, *Cl*), lässt aber den Sinus utricularis superior und den Ductus endolymphaticus noch frei. Nach abwärts und vorn reicht die Knorpelschale hier bis an das vordere Ende der Labyrinthblase, die Lagena. In diesem Stadium ist das Vorhofsfenster bereits angelegt, welches durch die knorpelige Steigbügelanlage verschlossen ist, und auch das Basilarfenster ist in Form einer rundlichen Lücke unterhalb des Vorhofsfensters vorhanden. Eine Bindegewebsplatte verschliesst das Basilarfenster und stellt die erste Anlage der Membrana tympani secundaria dar. Nach auf- und lateralwärts hängt der Knorpel der Labyrinthkapsel continuirlich mit dem Knorpel der seitlichen Schädelwand zusammen. Die knorpeligen Bogengänge sind nicht in ganzer Ausdehnung entwickelt,

und die häutigen Bogengänge, welche an beiden Seiten über die knorpeligen Röhren hinausragen, liegen mit den übrigen häutigen Abschnitten in der oben erwähnten gemeinsamen Knorpelschale, die hirnwärts zur Aufnahme der regionären Nerven und Ganglien weit geöffnet ist. Die Knorpelbrücke zwischen dem Vorhofsfenster und Basilarfenster ist in diesem Stadium nicht vollkommen entwickelt, so dass die Anlage der Membrana tympani secundaria an einer circumscripten Stelle bis an das Bindegewebe, welches die Stapesanlage umzieht, heranreicht. Die beiden Fenster stellen somit, leer gedacht, in dieser Altersstufe, eine einzige Lücke dar, die unvollkommen in zwei Abschnitte geschieden erscheint.

Im Stadium 47 hat sich die Labyrinthkapsel im Bereiche der Pars superior auch auf die mediale Labyrinthfläche fortgesetzt. Nur der ganze Saccus endolymphaticus, sowie der obere Theil des Ductus endolymphaticus sind noch ausserhalb der Labyrinthkapsel gelegen. Das Verhalten der knorpeligen Bogengänge ist gegenüber dem vom Stadium 46 unverändert, dagegen ist bereits ein von Knorpel umschlossener Vorhof vorhanden, und eine vorspringende Leiste gestattet auch die Theilung des Vestibulum in Recessus sphaericus und ellipticus. Durch eine knorpelige Leiste ist auch eine verhältnissmässig scharfe Grenze zwischen den beiden vorderen Ampullen und dem Utriculus gegeben.

An der Pars inferior hat die Labyrinthkapsel noch die Schalenform beibehalten. In die Concavität dieser Schale ist die häutige Pars basilaris und die Lagena aufgenommen. Ein scharf vorspringender Knorpelwall dient der Insertion und Begrenzung des blinden Lagenaendes (Taf. VII, Fig. 42a, *Cl, L.*). Cerebralwärts ist die Knorpelkapsel weit geöffnet, die Oeffnung selbst wird fast vollständig durch das Vestibularganglion und sonst durch die Pachymeninx verschlossen, während das Basilarganglion weiter peripheriewärts in den Kapselraum selbst vorgeschoben ist. An ihrer lateralen Seite zeigt die Labyrinthkapsel in der Höhe des Vestibulum eine oblonge, durch eine Einschnürung unvollkommen getheilte Lücke, die durch eine dicke Faserlage von Bindegewebe verschlossen ist. Der obere hintere Abschnitt dieser Bindegewebsplatte ist durch die aussen angelagerte knorpelige, kegelförmige Steigbügelanlage convex in das Vestibulum vorgedrängt. In dem übrigen, vorderen, unteren Theile ist die Bindegewebsplatte nach aussen von keiner knorpeligen Platte bedeckt und entspricht hier der späteren Membrana tympani secundaria: der hintere, obere Abschnitt der ganzen Lücke entspricht somit dem Vorhofsfenster, der vordere untere dem Basilarfenster. Die beiden Fenster sind also durch eine einzige Lücke in der Knorpelwand dargestellt und gehen somit bei *Echidna* aus einer gemeinsamen Anlage hervor.

Der periphere Theil des Nervus facialis ist auf eine kurze Strecke peripher vom Ganglion geniculi in einen circulär geschlossenen Knorpelkanal aufgenommen. Im absteigenden Theile des Nerven geht dieser Kanal in eine Knorpelrinne über, in welcher der Nerv, von reichlichem Bindegewebe umgeben, gelegen ist.

Im Stadium 48 hängt die Labyrinthkapsel mit dem Occipitale continuirlich zusammen. Die Länge der knorpeligen Bogengänge hat zugenommen, auch die knorpeligen Ampullen sind in ihrer charakteristischen Form angedeutet. Das Vestibulum zeigt eine Oeffnung für den eintretenden Aquaeductus vestibuli und überdies folgende drei Oeffnungen: a) für den Sinus utricularis superior = Commissur der Bogengänge, b) für die beiden vorderen Ampullen, c) für die hintere Ampulle, den Sinus utricularis superior und das Sinusende des lateralen Bogenganges. An der lateralen Wand sind nur zwei Lücken vorhanden, das Vorhoffenster und das Basilarfenster.

Das Vorhoffenster ist oval mit von vorn-oben nach unten-hinten verlaufender Längsaxe, misst 600 : 380 μ Durchmesser und richtet seine Fläche rein nach aussen. Das Fenster wird durch eine dünne Bindegewebslage verschlossen, welche durch den aussen angelagerten Stapes in das Vestibulum ein wenig vorgedrängt erscheint (Taf. IX, Fig. 49 *Fv, Sta.*).

Das Basilarfenster ist vor und unter dem Vorhoffenster gelegen, fast kreisrund, von 500 μ Durchmesser. Es wird durch eine Membran, die Membrana tympani secundaria, verschlossen. Das Fenster reicht nach abwärts bis an die untere Fläche der Labyrinthkapsel und richtet seine Oeffnung nach hinten.

Im Bereiche der Pars basilaris ist die Labyrinthkapsel cerebralwärts weit geöffnet. Die Oeffnung ist 1,8 mm lang und 1,25 mm breit (Taf. X, Fig. 54). Sie entspricht bei der Dicke der Kapselwand einem kurzen Kanale und stellt die gemeinsame Eintrittsstelle für den Nervus acustico-facialis dar. Der Porus auditorius internus wird durch die hier untergebrachten mächtigen Ganglien des Acusticus verlegt.

Im Stadium 49 und Stadium 51 ist die Labyrinthkapsel etwas grösser geworden, zeigt aber im Uebrigen ein mit dem Stadium 48 vollkommen übereinstimmendes Verhalten.

An der *Echidna* von 42 mm Kopflänge ist die Labyrinthkapsel an der den perilymphatischen Lumina zugewendeten Wand an vielen Stellen in schmaler Zone verknöchert (Taf. XIX, Fig. 91 *Clo*, Taf. XX, Fig. 97, *Clo*), so dass hier im strengen Sinne von einem knöchernen Labyrinthe gesprochen werden kann, das nach aussen fast überall noch von Knorpel bedeckt ist. Nur an vereinzelten Regionen, so besonders in dem körperlichen Winkel der Bogengänge, zeigt sich mitten im massigen Labyrinthknorpel beginnende Verknöcherung. In seiner Gestalt stimmt das Knochenlabyrinth hier bereits vollständig mit dem der erwachsenen *Echidna* und mit derjenigen Gestalt überein, welche DENKER (13) in seiner Arbeit für das erwachsene Labyrinth der *Echidna* abgebildet und beschrieben hat: Das Vestibulum ist von den angrenzenden Theilen durch scharf contourirte Oeffnungen geschieden, die Bogengänge und die Ampullen sind in besondere Kanäle aufgenommen und die Kapsel an der Pars inferior in Form eines fingerförmigen Fortsatzes entwickelt. Auch die cerebralwärts gerichtete Oeffnung ist stark verkleinert, so dass jetzt nicht die Aeste des Nervus acustico-facialis in toto eine gemeinsame Lücke durchziehen, sondern in der Tiefe des Meatus auditorius internus für die einzelnen Aeste isolirte Kanäle vorhanden sind. Der oberste derselben ist für den Nervus utriculo-ampullaris, ein mittlerer für den Nervus saccularis bestimmt. Ein isolirt verlaufender, lateraler und unterhalb des Canalis saccularis gelegener Canal nimmt den Nervus maculae neglectae und ampullaris inferior auf. Eine grosse Anzahl der Verlaufsrichtung der Pars basilaris und der Lagena entsprechend angeordneter Lücken ist für die regionären Nerven dieser Theile bestimmt. Der kurze Meatus auditorius internus setzt sich in seinem obersten Abschnitte in den Canalis facialis fort.

Schon im Stadium 47, in welchem der distale Theil der häutigen Pars basilaris nach kleinem Radius gekrümmt ist, kann man bemerken, dass die Knorpelkapsel diese Verlaufsrichtung nicht mitmacht. Die Knorpelkapsel entspricht in ihrer ganzen Ausdehnung einem schwach nach aufwärts concav gebogenen, fingerförmigen Fortsatze, der, gestreckt gedacht, ungleich kürzer ist als die gestreckt gedachte, häutige Pars basilaris. Während nun im oberen und mittleren Theile die Krümmungsradien des häutigen und des knorpeligen Rohres mit einander übereinstimmen, ist der distale Theil des häutigen Rohres halb eingerollt im blinden Ende des knorpeligen Rohres gelegen, läuft über die Abschlusswand hinweg und endet rückläufig an einer vorspringenden Leiste, an welcher die Lagena fixirt ist (Taf. VII, Fig. 42a *L*, *Cl.*). Dieses Verhalten am unteren Ende der Pars inferior stimmt in seinem Charakter mit der Anordnung überein, in welcher das Kuppelende des Schneckenkanales und der Kuppelblindsack bei den höheren Säugethieren im oberen Theile der knöchernen Schnecke untergebracht ist. Auch dort erstreckt sich der häutige Kanal in einer Krümmung nach kleinem Radius und mit dem Endstück rückläufig der Abschlusswand des knöchernen Rohres entlang.

Das histologische Verhalten des Labyrinthknorpels bietet in mehrfacher Hinsicht Interesse. Auffallend ist sein ausserordentlicher Zellreichthum. Die Zellen zeigen Spindelform oder in gegenseitiger Abplattung polyedrische Gestalt und sind einzeln oder in Häufchen bis zu 6 Zellen in besonderen Hohlräumen der Grundsubstanz untergebracht. Diese letztere tingirt sich (Stadium 48) mit Hämalaun hellblau und erscheint

homogen ohne erkennbare weitere Structur. Die Kapsel der einzelnen Knorpelzelle ist im Schnitte durch eine zarte, blaurothe, mit Hämalaun-Eosin gefärbte Zone dargestellt. Gegen die Hohlräume des Labyrinthes zu werden die Knorpelzellen kleiner und zeigen an manchen Stellen beginnende regelmässige Gruppirung in Form kurzer, dem Wandverlaufe der Labyrinthräume parallel gestellter, säulenartiger Züge. Ein ähnliches Verhalten besitzt auch der Labyrinthknorpel im Stadium 51.

Zur Phylogenese des Gehörorganes von Echidna aculeata.

Bei der Beurtheilung des *Echidna*-Labyrinthes in phylogenetischer Beziehung ergiebt sich, dass das innere Ohr von *Echidna* wichtige Charaktere zweier Thierklassen aufweist: der Vögel und der Säugethiere. Mit den ersteren stimmt es überein im Vorhandensein einer Macula neglecta, der Lagena und der Macula lagenae. Auch in Form und relativer Grösse der beiden Vorhofsäcke zeigt sich eine gewisse Aehnlichkeit, ebenso in der Gestalt der Pars basilaris der *Echidna* mit der der Vögel. Es muss hier allerdings noch einmal erwähnt werden, dass die Pars basilaris bei den Vögeln fast vollkommen geradegestreckt erscheint und die Lagena, in der Fortsetzung dieser Richtung angeschlossen, das blinde Ende dieses Kanales darstellt, während sich noch an den älteren Beuteljungenstadien und besonders an der erwachsenen *Echidna* doch schon die Aufrollung des Basilarrohres nach dem höheren Säugertypus zeigt und neben einem ziemlich langen, schwach concav verlaufenden, proximalen Theile ein nach kleinerem Radius gekrümmter, etwa einer halben Kreistour entsprechender, distaler Theil an der Pars basilaris vorhanden ist. Für die Ampullen und ihre Nervenendstellen (Cristae ampullares) lässt sich eigentlich ein Vogeltypus gegenüber einem höheren Säugertypus nicht aufstellen. Fasst man das Vorhandensein des Septum cruciatum für die Crista ampullaris der Vögel charakteristisch auf, so entspricht die Ampulle und die daselbst befindliche Nervenausbreitung bei *Echidna* derjenigen der Vögel. Ich möchte jedoch hier bemerken, dass ich bei manchen höheren Säugern (Maus, Ratte, Fischotter, Igel) wie bei den Vögeln ein Septum cruciatum habe nachweisen können.

Die Aehnlichkeit des *Echidna*-Labyrinthes mit dem der höheren Säuger bezieht sich auf Gestalt und Bau des Ductus reuniens, auf das Vorhandensein des Vorhofblindsackes (der den Vögeln fehlt) und auf die Entwickelung einer Papilla basilaris, die sich nach ihrem zelligen Bau fast vollständig mit dem Corti'schen Organ der höheren Säugethiere deckt. In der Gestalt der Bogengänge stimmt das *Echidna*-Ohr mit dem höheren Säugerohr nicht vollkommen überein: die Bogengänge bei *Echidna* sind wesentlich länger als die der höheren Säuger und entsprechen (s. o.) einem grösseren Theile eines Kreisumfanges. Sie sind jedoch nach ihrem Krümmungsverlaufe und ihrer Topographie grundsätzlich von der Anordnung der Bogengänge, die wir bei den Vögeln finden, verschieden, so dass hierin das *Echidna*-Labyrinth eher dem höheren Säugertypus zuzurechnen ist.

In der Ramification des Nervus acustico-facialis ergiebt sich bei *Echidna* gleichfalls morphologische Uebereinstimmung mit den höheren Säugethieren.

Denker (13) gelangte bei der Untersuchung des knöchernen Labyrinthes zum Schlusse, „dass das Monotremenohr eine Uebergangsform zwischen dem Gehörorgan der Mammalia und der Saurier darstellt, jedoch nach makroskopischer Untersuchung dem Säugethierohre näher stehe als dem Reptilienohre". Für das membranöse Labyrinth möchte ich mich dieser Auffassung nicht ganz anschliessen, und zwar vor allem aus dem Grunde, weil das Labyrinth der Saurier selbst keinem einheitlichen Typus entspricht und an den Sauriern verschiedene Labyrinthtypen gefunden werden. Die vollkommenste Uebereinstimmung wäre, worauf schon Retzius (29) hingewiesen hat, vielleicht für

das Labyrinth der *Echidna* und der Postreptilien zu erwarten, doch liegen von diesen letzteren Thieren kein genaueren Beschreibungen des inneren Ohres vor.

Nach den Befunden der vorliegenden Arbeit stellt das innere Gehörorgan vo *Echidna* eine Uebergangsform von dem Labyrinthe der Vögel zu dem Labyrinthe de Mammalia dar. Es trägt Merkmale der Labyrinthe dieser beiden Thierklassen, die sicl ja wesentlich von einander unterscheiden, und repräsentirt danach ein wichtige Glied in der Continuität der phylogenetischen Entwickelung des Labyrinthes de höheren Wirbelthiere.

Zur gleichen Anschauung ist auch Retzius, (29) der *Echidna* nicht selbst untersucht hat, auf Grun der Angaben von Hyrtl (19) und Ibsen (20) über die Gestalt des knöchernen Labyrinthes von *Ornithorhynchu* und *Echidna*, sowie nach den Mittheilungen von Urban Pritchard (26) über die Pars basilaris und di Lagena von *Ornithorhynchus* gekommen.

Literaturverzeichniss.

1) Alexander, G., Beitrag zur Technik der Anfertigung von Celloidinschnittserien. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. XIII.
2) —, Zur Technik der Wachsplattenreconstruction: Ueber Richtungsebenen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. XIV u. XV.
3 —, Ueber Pigment am membranösen Gehörorgan des Meerschweines. Bericht über den III. österr. Otologentag. Monatsschr. f. Ohrenhlkde., 1898.
4) —, Zur Anatomie des Ganglion vestibulare der Säugethiere. Sitzungsberichte der k. Akad. Wien, 1899.
5) —, Entwickelung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugethiere. Denkschr. d. k. Akad., Bd. LXX, Wien 1900.
6) —, Beiträge zur Morphologie des Ohrlabyrinthes, Centralbl. f. Physiologie, 1901.
7) —, Zur Entwickelung des Ductus endolymphaticus. Arch. f. Ohrenhlkde., 1901.
8) —, Das Labyrinthpigment des Menschen und der höheren Säugethiere. Arch. f. mikrosk. Anat., 1901.
9) —, Ueber atypische Gewebsformationen im häutigen Labyrinth. Arch. f. Ohrenhlkde., 1902.
10) Altmann, Ueber embryonales Wachsthum. Leipzig 1881.
11) van Bemmelen, Ueber den Schädel der Monotremen. Zoolog. Anz., Bd. XXIII.
12) Denis, P., Recherches sur le developpement de l'oreille interne chez les Mammifères (Vespertilio murinus). Archives de Biologie, 1902.
13) Denker, Zur Anatomie des Gehörorganes der Monotremen. Denkschriften der medicin.-naturwissenschaftl. Gesellsch. in Jena, Bd. 1901.
14) Gaupp, E., Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbelthieren. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch., Bd. VIII, 1898.
15) —, Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbelthierschädel. Ebenda, Bd. X, 1900.
16) —, Ueber die Ala temporalis des Säugerschädels. Anat. Hefte, 1902, Bd. 19.
17) Hasse, C., Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorganes der Wirbelthiere. Anatom. Studien, 1873, Supplem.
18) Hochstetter, F., Das Gefäßsystem der Monotremen. Denkschriften der medicin.-naturw. Gesellsch. in Jena, Bd. II, 1895.
19) Hyrtl, J., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prag 1845.
20) Ibsen, J., Anatomiske Undersögelser over örets Labyrinth. Kopenhagen 1846.
21) Joseph, H., Zur Histogenese des Ductus cochlearis. Sitzungsber. der österr. otolog. Gesellsch. v. 28. April 1902. Monatsschr. f. Ohrenhlkde., 1902.
22) Koganei, Untersuchungen über die Histiogenese der Retina, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 35.
23) Kuhn, Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 17.
24) Merck, L., Ueber die Anordnung der Kernteilungsfiguren im Centralnervensystem und der Retina bei Natternembryonen. Sitzungsber. der k. Akad., Bd. XCI, Wien.
25) —, Die Mitosen im Centralnervensystem, Wien 1887, Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Bd. LIII.
26) Pritchard, Urban, The cochlea of the ornithorhynchus platypus. Philosoph. transactions of the royal society, 1881, Part. II.
27) Retzius, G., Biologische Untersuchungen, Neue Folge, V, 1893.
28) —, Zur Kenntniss des inneren Gehörorganes der Wirbelthiere. Arch. f. Anatomie und Physiologie, 1880.
29) —, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, 1884.

30) Retzius, G., Das Gehörorgan von *Caecilia annulata*. Anat. Anzeiger, 1892.
31) Rüdinger, Entwickelung der Bogengänge.
32) Sarasin, P. u. H., Ueber das Gehörorgan der Caeciliiden. Anat. Anz., 1892.
33) Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1887.
34) Semon, R., Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Denkschriften der medic.-naturwissenschaftl. Gesellsch. in Jena, 5. Bd., 1894.
35) —, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremata und Marsupialia. Ebenda.
36) Waldeyer, Hörnerv und Schnecke. Stricker's Handbuch der Gewebelehre, II, 1872.

Druckfehler-Berichtigung.

pag. 17, Zeile 17 von unten: Länge der Labyrinthblase statt „0,83“ „0,93 mm“.
„ 21, „ 2 „ „ : Bogengangdurchmesser „ „0,06“ „0,11 mm“.

Erklärungen der Abkürzungen.

Ai Ampulla inferior.
Al „ lateralis.
As „ superior.
C Cupula.
Cai Crista ampullaris inferior.
Cal „ „ lateralis.
Cas „ „ superior.
Cl Capsula labyrinthi cartilaginea.
Clo „ „ ossea.
Cpv Cisterna perilymphatica vestibuli.
Cra Cranium.
Crs Crista spiralis.
Csi Canalis semicircularis inferior.
Csl „ „ lateralis.
Css „ „ superior.
Cty Cavum tympani.
Ctv Crista vestibuli.
Cus Canalis utriculo-saccularis.
Cv Caecum vestibulare.
De Ductus endolymphaticus.
Dr Ductus reuniens.
f freie Epithelwand.
Fb Fenestra basilaris.
Fv „ vestibuli.
Fus Foramen utriculosacculare.
G_{VII} Ganglion geniculi.
G_{VIII} „ octavum.
$G_{VII|VIII}$ „ acusticofaciale.
Gb „ basilare.
Gvi „ vestibulare inferius.
Gvs „ „ superius.
I Isthmus lagenae (basilaris).
In Incus.
L Lagena.
Lb Labyrinthblase.
Lm Leptomeniux.
Lsp Ligamentum spirale externum.
Lsp_1 „ „ internum.
Lt Labium tympanicum.
Lv „ vestibulare.
Ly Lymphräume.
M Medullarrohr.
Ma Malleus.
Mai Meatus auditorius internus.
Mb Membrana basilaris.
Mc „ Corti.
Mdr Macula ductus reunientis.
Ml „ lagenae.
Mn Macula neglecta ampullaris.
Mp Membrana peripherica partis basilaris.
Ms Macula sacculi.
Mts Membrana tympani secundaria.
Mu Macula utriculi.
Mv Membrana vestibularis.
N embryonales Neuroepithel.
N_V Nervus trigeminus.
N_{VII} „ facialis.
N_{VIII} „ acusticus.
$N_{VII|VIII}$ „ acustico-facialis.
Nai „ ampullaris inferior.
Nal „ „ lateralis.
Nas „ „ superior.
Nb „ basilaris.
Nl „ lagenae.
Nn „ neglectus.
Ns „ saccularis.
Nsa „ sacculo-ampullaris.
Nu „ utricularis.
Nua „ utriculo-ampullaris.
O Statolithenmembran.
p, p_1 } embryonales, perilymphatisches Bindegewebe
pe endostale perilymphatische Bindegewebsschicht.
pi intermediäre „ „
ps subepitheliale „ „
Pp Pars basilaris.
Pil „ inferior labyrinthi.
Pl_{IV} Plexus chorioideus ventriculi quarti.
Pm Pachymeninx.
Ppb Papilla basilaris.
Psc Plica semicircularis communis.
Psi „ „ inferior.
Psl „ „ lateralis.
Psla Pars superior labyrinthi.

Psp Prominentia spiralis.
Pss Plica semicircularis superior.
Pv Pars vestibularis can. basilaris.
R Raphe ampullaris.
Ria Ramus inferior n. acustici.
Rsa „ superior „ „
S Sacculus.
S_1 oberes, gegen den Ductus endolymphaticus ausgezogenes Saccusende.
Sc Saccus communis.
Se Saccus endolymphaticus.
Sspe Sulcus spiralis externus.
Sspi „ „ internus.
St Scala tympani.
Sv Scata vestibuli.
Sta Stapes.
Stv Stria vascularis.
Sua Sinus utricularis anterior.
Sui „ „ inferior.
Sus „ „ superior.
Susa „ „ sacculi.
Sv Scala vestibuli.
Tspf Tractus spiralis foraminosus.
Tyb tympanale Belegschicht.
U Utriculus.
V Vestibulum.
*V*IV Ventriculus quartus.
Ve Venen der Pachymeninx.

Inhalt.

Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialen.

Von

Rudolf Disselhorst,

Professor an der Universität Halle a. S.

Mit Tafel XXIV—XXX und 34 Figuren im Text.

Von der reichen Ausbeute an Kloaken- und Beutelthieren, welche Herr Professor SEMON während seines Aufenthaltes in Australien Gelegenheit hatte zu sammeln, wurden mir die Geschlechtsorgane der männlichen Monotremen und einiger Beutler zur anatomischen Untersuchung anvertraut. Da die Organe zum Zwecke der Conservirung aus dem Körper herausgenommen werden mussten, auch einige von ihnen, wie sich das aus dem Zwang der Umstände erklärt, nicht vollständig erhalten werden konnten, da endlich der mehrjährigen Aufbewahrung in Weingeist wegen die Gewebe nicht unerheblich geschrumpft waren, so musste von einer auf das topographische Verhalten der Gebilde gerichteten Uebersuchung abgesehen werden; aus den gleichen Gründen konnten morphologische Daten nur spärliche Berücksichtigung finden.

Die Untersuchung beschränkt sich daher im Wesentlichen auf den geweblichen Aufbau und die Structur der Organe. Da das Material durchweg vorzüglich conservirt war, so ergaben sich hierin keine Schwierigkeiten; um aber eine einigermaassen genügende Orientirung über den gegenseitigen Zusammenhang, den Verlauf und die Ausmündung der Kanäle in den Geschlechtsorganen zu gewinnen, war die Anfertigung einer grossen Anzahl Schnittserien unvermeidbar. Aus der Ueberlegung, dass man die Topographie der Geschlechtsorgane bei so seltenen, schwer zugänglichen Thieren, wie die hier behandelten, nicht als allgemein bekannt voraussetzen darf, habe ich für zweckmässig erachtet, das, was hierüber in der Literatur bekannt geworden ist bei der Besprechung der einzelnen Thiere vorauszuschicken und durch beigefügte Zeichnungen zu veranschaulichen. Herrn Professor OUDEMANS in Amsterdam, der mir die Wiedergabe einer Anzahl von Abbildungen aus seiner Monographie über die accessorischen Geschlechtsorgane der Wirbelthiere gestattete, an dieser Stelle meinen sehr verbindlichen Dank!

Die durch Professor SEMON vorgenommene Fixation des mir überlassenen Materiales war nach Mittheilung des Herrn Professor FÜRBRINGER theils durch RABL'sche und FLEMMING'sche Flüssigkeit, theils durch einfachen Alkohol herbeigeführt und erwies sich fast ausnahmslos vortrefflich gelungen. In Bezug auf das Färbeverfahren habe ich mich beschränkt auf die ausgedehnte Anwendung der M. HEIDENHAIN'schen Eisen-Hämatoxylinfärbung mit nachträglicher Erythrosinbehandlung, neben häufiger Verwendung der KLEINENBERG'schen Hämatoxylin- und der GRENACHER'schen Alaun-Karminlösung.

Einige der mir zugegangenen Organe stammten von geschlechtsreifen Thieren, welche zur Zeit der Brunstperiode gefangen wurden, andere wieder gehörten geschlechtsunreifen an, oder solchen, die nicht während der Paarungszeit erbeutet wurden. Bei diesen liessen sich weder spermatogenetische Vorgänge nachweisen, noch fanden sich Spermatozoen in den Kanälen der Geschlechtsorgane, noch auch waren nennenswerthe secretorische Phänomene in den Zellen der Anhangsdrüsen zu bemerken. Die letzterwähnten Thiere haben für die Untersuchung nur einen bedingten Werth, da ja bekannt ist, welch' bedeutsame

Wandlung der Geschlechtsapparat besonders bei den niederen Säugern und bei den Vögeln in der Paarungszeit einzugehen im Stande ist.

Die in Frage kommenden Thiere sind zumeist im District des Burnett-River und in Queensland gefangen (s. auch F. Römer, Zool. Forschungsreisen etc., 1894, Bd. V, S. 151—160); da die Artbestimmung den Präparaten nicht beigefügt war, so bestimme ich nach den Angaben Römer's. Es gelangten hiernach zur Untersuchung:

Monotremen.

Echidna aculeata var. *typica* Thos. Burnett.
Ornithorhynchus anatinus Gray. Burnett.

Marsupialen.

Phalangista vulpina [Queensland] (*Trichosurus vulpecula var. typica* Thos.).
Hypsiprymnus rufescens Garrod [rudimentär].

Die präparirten Organe sind im Text durch Zeichnungen wiedergegeben.
Folgende Bezeichnungen in den Textbildern haben stehende Bedeutung:

A. After
D. def. Samenleiter
Ep. Nebenhoden
Gl. Cowp., *anal.*, *urethral.* Cowper'sche-, After-, Harnröhrendrüsen
Gl. P. Eichel
N. Niere
P. Ruthe
Praep. Praeputium
Scr. Hodensack
V. ur. Harnblase.

Echidna aculeata var. *typica* Thos. (Burnett).

Die älteste und vollkommenste Beschreibung des neu-holländischen Ameisenigels ist wohl die im Jahre 1802 erschienene von Everard Home, der meines Wissens der Einzige ist, welcher eine übersichtliche Abbildung der männlichen Geschlechtsorgane dieses Thieres giebt. Der topographischen Orientirung wegen füge ich dieselbe hier bei (Fig 1 A u. B). Home betont in seiner Arbeit die grosse Aehnlichkeit im Verhalten der Geschlechtsorgane mit denen von *Ornithorhynchus*; ganz wie beim Schnabelthier eröffnen sich auch hier die Samenleiter oralwärts von den Harnleitern in die Urethra, und zwar noch innerhalb des Blasenhalses.

Vlacowić hat diese Verhältnisse ebenfalls untersucht und giebt hierfür eine Zeichnung (Fig. 3). — Der Abschnitt der Harnröhre (Fig. 1 A *Ur.*), welcher Harn und Sperma gemeinsam leitet, eröffnet sich in das Rectum, nach Home ungefähr 1 englischen Zoll vorwärts des Afters. Die Eintrittsstelle des Samens in die Samenröhre des Penis (Fig. 1 A *) liegt bei *Echidna* genau so wie beim Schnabelthier.

Home konnte die für *Echidna* zunächst nicht ganz sichergestellte topographische Festlegung später an einem zufällig nicht geschrumpften Geschlechtsapparat von *Ornithorhynchus* bestätigen. Duvernois hat 28 Jahre später Gelegenheit gehabt, geeignetes Material von *Echidna* zu untersuchen und die von Home gemachten Angaben zur Gewissheit zu erheben und durch Zeichnung klarzustellen. Nach seinen Untersuchungen durchläuft die „Samenurethra" die gesammte Länge des Penis an der unteren Seite zwischen den beiden Kanälen der Corpora cavernosa; sie beginnt mit einer sackartigen Erweiterung an der Oeffnung in

der unteren Wand der gemeinsamen Harnröhre (Fig. 1 A *). Diese führt zunächst in einen kleinen intermediären Kanal, welcher also die eigentliche Harnröhre mit der Samenurethra verbindet; in ihn münden die Ausführungsgänge der COWPER'schen Drüsen.

Die Samenurethra erweitert sich dicht vor der Glans abermals sackartig; von dieser Erweiterung gehen kleine Kanäle in jede Glans ab. Auch diese erweitern ihr Kaliber und biegen sich etwas nach aufwärts bis zur Grube, in deren Vertiefung die Papillen stehen. Letztere sind durchbohrt und in ihre Gänge eröffnet sich die Wand durch kleine Löcher.

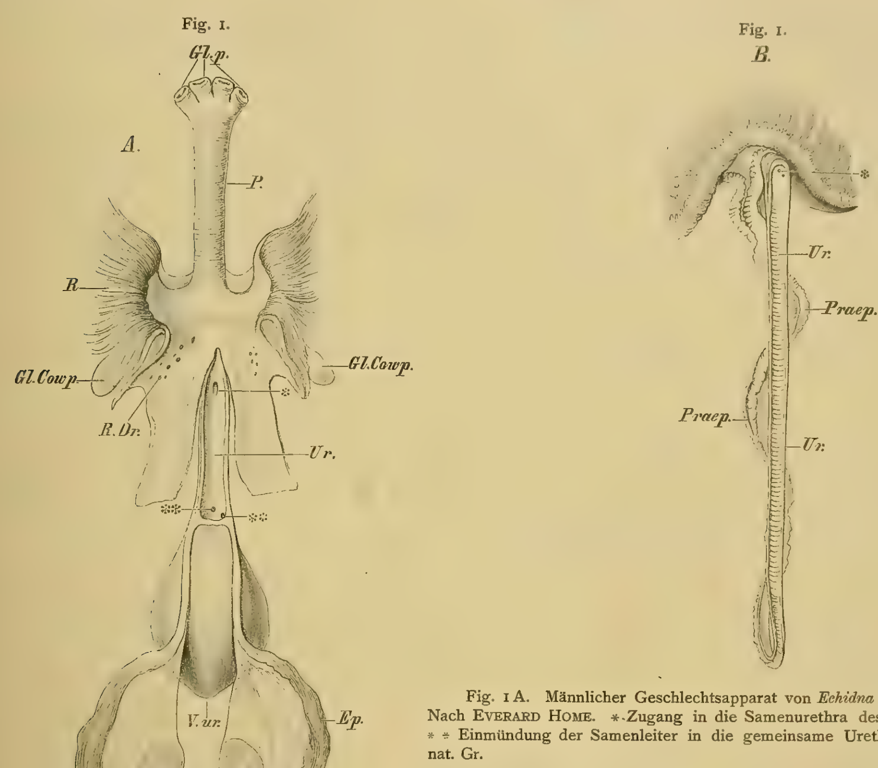


Fig. 1 A. Männlicher Geschlechtsapparat von *Echidna hystrix*. Nach EVERARD HOME. *-Zugang in die Samenurethra des Penis, * * Einmündung der Samenleiter in die gemeinsame Urethra. $^4/_5$ nat. Gr.

Fig. 1 B. Gestreckter Penis von *Echidna hystrix*. Nach EVERARD HOME. Das Praeputium legt sich korkzieherartig dem Penis an. * Einmündungsstelle der Samenurethra.

Bei der Cohabitation muss also das durch die gemeinsame Urethra (Fig. 1 A *Ur.*) herabkommende Sperma den Ausgang der Harnröhre in die Kloake bezw. in das Rectum verschlossen finden; dies geschieht durch Muskelcompression. So wird die Samenflüssigkeit gezwungen, durch die kleine Oeffnung der unteren Wand in den Intermediärkanal einzutreten; hier empfängt sie das Secret der COWPER'schen Drüsen, durchläuft nun den Hauptkanal bis zu den Eicheln und tritt durch die Theilung des letzteren in diese hinein. Von jeder Eichel aus wird alsdann die Zeugungsflüssigkeit durch den Kanal der Papillen ausgespritzt.

Nach dieser kurzen Darstellung der Topographie der Harnröhre mit den in sie ein- und ausmündenden Samenwegen und der daraus abzuleitenden physiologischen Vorgänge bei der Cohabitation gelange ich nun zur Beschreibung der Untersuchungsergebnisse an dem mir zur Verfügung stehenden Präparat, welches durch die beigefügte Zeichnung (Fig. 3) erläutert wird. Aus der Abbildung ist ohne weiteres ersichtlich, dass von einer Ampulle des Samenleiters sich eine Andeutung nicht findet; der Nebenhoden ist, wie aus der Zeichnung von Vlacović noch deutlicher hervorgeht, ausserodentlich entwickelt und sehr in die Länge gezogen; er geht ohne kenntliche Grenzen in den Samenleiter über. Die Verbindung seines Kopfes mit dem Hoden ist nur durch eine schmale Brücke hergestellt. Zwischen beiden schiebt sich eine breite Peritonealfalte ein, welche dem medialen Rande des Nebenhodens und des Ductus deferens in ganzer Ausdehnung anhaftet und auch zwei Drittheile der Circumferenz des Hodens umschliesst.

Fig. 2.

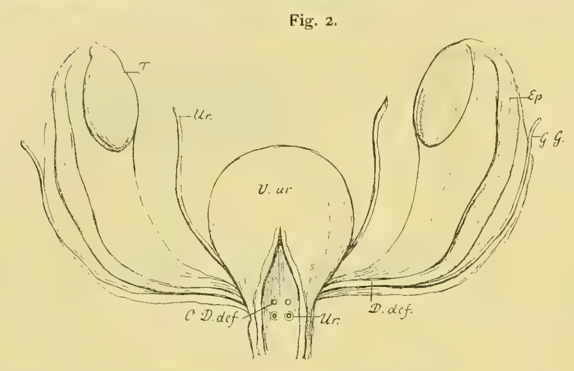


Fig. 3.

Fig. 2. Theil des männlichen Urogenitalapparates von *Echidna hystrix* (N. Vlacović). *G. G* Gartner'sche Gänge, *O. D. def.* Oeffnung des Samenleiters, *Ep.* Nebenhoden.

Fig. 3. Männliche Geschlechtsorgane einer (nicht geschlechtsreifen) *Echidna aculeata* var. *typica* Thos. Von der ventralen Seite. Nat. Grösse. * Ausstülpung aus der ventralen Kloakenwand, * * Cowper'sche Drüsen.

Diese Verhältnisse hat Vlacović in seiner Zeichnung sehr vollkommen wiedergegeben (Fig. 2); an dem mir zur Verfügung stehenden Präparate, welches einem jungen, nicht geschlechtsreifen Thiere angehörte, konnte ich jene Peritonealfalte ebenfalls leicht nachweisen, doch war sie nicht in dieser Ausdehnung vorhanden.

Harn- und Samenleiter kreuzen sich in der Art, dass der Ureter über den Ductus deferens hinwegzieht und caudal von ihm im Blasenhalse einmündet, ganz in der Art, wie auch Vlacović es für *Echidna* gezeichnet hat.

Zwischen Ureteren und Samenleitern, durch lockeres Bindegewebe mit der ventralen Wand des Rectum verbunden, liegt die Harnblase; unmittelbar caudalwärts von ihr, gewissermaassen als hinterer Abschluss der Harn- und Samenleiter findet sich ein ovaler, blasenähnlicher Körper von derber Beschaffenheit der Wände, welchen die nähere Untersuchung als kurze Harnröhre ergab (Fig. 3 *U.*).

Es erweist sich also die Angabe Home's, dass die Urethra etwa 1 englischen Zoll vom After entfernt in die Kloake (Rectum) münde, im Allgemeinen als richtig.

Im weiteren Verfolg der ventralen Kloakenwand, dicht vor der Wurzel des Penis, ist eine etwa erbsengrosse, kuppelförmige Ausstülpung der letzteren sichtbar, zum Theil eingeschlossen in die Muskulatur der Wand (Fig. 3 *). Ich war zuerst gemeint, diese merkwürdige Bildung für ein Homologon der Bursa

Fabricii der Vögel zu halten; es wird sich jedoch erweisen, dass hiervon nicht die Rede sein kann, sondern dass es sich wahrscheinlich um eine Penistasche handelt, wie solche bekanntlich beim Schnabelthier vorhanden, für *Echidna* nach meiner Kenntniss der Literatur jedoch noch nicht beschrieben ist.

Aus der bauchständigen Kloakenwand erhebt sich dann ohne weitere Umhüllung der leicht nach oben gekrümmte Penis (Fig. 3 *P.*); ob eine Umhüllung vorhanden war und bei der Herausnahme der Organe verloren gegangen, vermochte ich nicht mehr festzustellen; Spuren davon fanden sich nicht. Auch vom Praeputium war nur ein geringer Rest in Form einer rudimentären Falte erhalten; dass es bei *Echidna* eine bemerkenswerthe Entwickelung erlangen kann, wissen wir durch Everard Home (Fig. 1 B), wenn anders das hier als Praeputium gezeichnete Gebilde nicht einen M. retractor darstellt. Ich komme hierauf noch zurück.

Zu beiden Seiten der Peniswurzel, zwischen dieser und der Kloakenöffnung liegen die beiden Cowper'schen Drüsen (Fig. 4 * *); sie stellen sich dar als runde, übererbsengrosse, leicht geschrumpfte Körper, an denen die musculöse Umhüllung schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen ist. Von ihren Ausführungsgängen ist ohne weitere Präparation nichts zu sehen, ebensowenig von einer Afterdrüse, welche die nähere Untersuchung übrigens als vorhanden ergab.

Ich gehe nun über zur Darstellung der Befunde, wie die mikroskopische Untersuchung der Organe sie erkennen liess.

Hoden und Nebenhoden.

Beide Organe wurden im Zusammenhange mit der sie verbindenden Peritonealfalte in Schnittserien zerlegt.

Da es sich um ein nicht geschlechtsreifes Thier handelt, so war von spermatogenetischen Vorgängen nichts zu entdecken. Zwischenhodenzellen fanden sich sehr spärlich; sie wurden dargestellt durch grosse, glatte, oft unregelmässig gestaltete Zellen mit ovalem Kern, der meist mehrere Nucleolen erkennen liess. Im Uebrigen bot der Hoden in seinem Bau Abweichendes von dem anderer Säuger nicht dar.

Die Kanäle des Nebenhodens sind wenig zahlreich und getrennt durch breite Lager kernreichen, fibrillären Bindegewebes, dem glatte Muskelfasern nur äusserst spärlich beigemengt sind; etwas reichlicher finden sich solche in der äusseren Umhüllung. Das Bindegewebe zeigt in seinen Fasern eine eigenthümliche krause, unregelmässige Anordnung und lässt zahlreiche, häufig von Lymphzellen erfüllte Lücken zwischen sich offen.

Die niedrigen Cylinderzellen des zweischichtigen Epithels besitzen ein helles, nur am freien Ende leicht gekörntes Protoplasma, der ovale Kern wird durch Druck oft stäbchenförmig und liegt im unteren Drittheil der Zelle; er enthält meist mehrere Kernkörperchen. Cilien oder Secretfäden habe ich nirgends beobachtet — sie waren bei dem jungen Thier auch nicht zu erwarten, denn ihr Auftreten ist ja, wie wir durch die Untersuchungen Hammar's wissen, von physiologischen Vorgängen abhängig und daher temporären Schwankungen unterworfen.

Das Epithel steht auf einer zarten Basalmembran, es lässt schwache Andeutungen secretorischer Vorgänge erkennen; das von ihm hervorgebrachte Secret besteht zumeist aus einer amorphen, mit Gerinnungsfäden durchsetzten Masse, die nur spärlich Zellen enthält (Taf. XXVI, Fig. 11 und 14).

Ductus deferens.

Samen- und Harnleiter liegen vor ihrer Einmündung in die Harnröhre umschlossen von einer gemeinsamen Scheide sehr kernreichen Bindegewebes, in welchem sich die mächtigen Blutgefässe des

Venenplexus am caudalen Blasenpol finden. Die Wand des Ductus deferens besteht weitaus überwiegend aus einer breiten Schicht circulär angeordneter Muskelfasern, denen aussen schwache Längsbündel aufliegen. Die gefässreiche, oft in zierliche Falten vorspringende Schleimhaut trägt ein mehrschichtiges Cylinderepithel. Eine Tunica propria vermochte ich nicht nachzuweisen.

Urethra.

Sie wurde im Zusammenhang mit dem caudalen Blasenpol und den letzten Abschnitten der Harn- und Samenleiter an einer Querschnittserie untersucht. Quergestreifte Muskeln, einen M. urethralis, habe ich so wenig wie Oudemans gefunden. Die Schleimhaut ist erfüllt von einem mächtigen Drüsenlager; an dieses zunächst nach aussen stösst eine schmale Schicht circulär angeordneter glatter Fasern, und hierauf folgt eine kräftige Schichte längsverlaufender. Weiter gegen das caudale Ende der Harnröhre hin ist die Anordnung der Wandmusculatur weniger regelmässig. In der Nähe der Harnblase fällt der Reichthum an starkwandigen Arterien auf, welche unmittelbar unter der umhüllenden Bindegewebsschicht beginnen und sich in allen Schichten der Muskelwand wiederfinden; sie sind nicht selten begleitet von Bündeln markloser Fasern, zeitweilig durchsetzt von Ganglienzellen. Auch zahlreiche, weite Lymphspalten treten hier in die Erscheinung.

Es findet sich hier also ein Verhalten wie bei den meisten höheren Säugern, und wie ich es für einige derselben, namentlich für *Felis*, gelegentlich meiner Untersuchungen über den Harnleiter beschrieben und gezeichnet habe (*).

Die Schleimhaut bildet unregelmässige Falten, besonders ausgesprochen in der Nähe des Blasenhalses; ihre epitheliale Auskleidung zeigt hier noch ganz die Fomen des Uebergangsepithels, wie es für Harnblase und Ureter charakteristisch ist. Sie ist in ganzer Breite erfüllt von dem schon erwähnten mächtigen Drüsenlager, dessen Schläuche vereinzelt oder in Gruppen zusammenliegen; in das intertubuläre Bindegewebe dringen von der Wand aus mehr oder weniger starke Züge von glatten Muskelfasern (Taf. XXVI, Fig. 9 und 12). Die Schläuche der Urethraldrüssen lassen eine verschieden starke Entwickelung erkennen, sie finden sich oft gewunden und enthalten im Lumen wenig fadig-körniges Secret, in welchem sich vereinzelt runde Zellen mit erhaltenem Kern nachweisen lassen.

Das einschichtige Drüsenepithel besteht aus mässig hohen, cylindrischen Zellen, deren Protoplasma eine leichte Körnung aufweist; der ovale Kern liegt im unteren Drittheil der Zelle. Bisweilen nehmen diese unter dem Druck des Secretes cubische oder mehr abgeplattete Formen an (Taf. XXVI, Fig. 9).

Everard Home thut dieser Drüsen nicht Erwähnung, indessen sind sie von Vlacović beschrieben worden, welch letzterer ausserdem hervorhebt, dass im Gegensatz zu *Ornithorhynchus* bei *Echidna* ein verdickter Anfangstheil der Harnröhre fehle. Gewissermaassen als Ersatz dafür aber ist, wie er ausführt, die Schleimhaut des Sinus urogenitalis gefaltet, und in ganzer Länge mit Follikeln ausgepolstert, welche in, mit den Falten der Schleimhaut alternirenden, Parallelreihen angeordnet sind. Die Follikel haben die Form einer taschenartigen Einstülpung und enden einfach oder doppelt. Die letzteren hat Vlacović in seiner Arbeit abgebildet.

Oudemans konnte bei *Echidna* an Längsschnitten der Urethra Drüsen nicht finden, giebt aber wegen der schlechten Conservirung des Materiales seine Erfahrungen nur unter Vorbehalt.

Kloake.

Das gesammte Kloakenrohr einschliesslich der erwähnten ventralen Ausstülpung (Textfig. 3 *) wurde in eine Serie von Querschnitten zerlegt.

1) Disselhorst, Harnleiter der Wirbelthiere. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, Heft XI, 1894.

Die umhüllende Adventitia ist reich an Blut- und Lymphgefässen und enthält zahlreiche Bündel markloser Fasern. Bezüglich des Baues der Wand, so fällt derselbe zusammen mit der Darmwand höherer Säuger. Der Sphincter cloacae zeigte sich von beträchtlicher Entwickelung.

Die Schleimhaut, welche eine Muscularis mucosae besitzt, springt in grossen, ziemlich regelmässigen Falten in das Lumen der Kloake vor; von diesen zweigen sich oft kleinere Seitenfalten ab, so dass ganz das Bild der Darmzotten mit zwischengelegenen tiefen Krypten entsteht (Taf. XXIV, Fig. 3).

Das bindegewebige Gerüst dieser Zotten besteht aus kernreichen, besonders zarten, oft parallel verlaufenden Fasern von lockerem Gefüge, welche zahlreiche Lymphspalten zwischen sich lassen. Der Zellbesatz geht ununterbrochen und ohne Aenderung des Charakters von der Schleimhaut auf die Zotten über und besteht aus einer Schicht schlanker, hoher Cylinderzellen mit spitzem Fuss, deren längliche Kerne im unteren Drittheil der Zellen belegen sind. Das gleichmässig feingekörnte Protoplasma lässt Secretionsphänomene erkennen; Becherzellen, sowie den für das Darmepithel charakteristischen Stäbchenbesatz konnte ich im caudalen Abschnitt der Kloake nicht nachweisen, leicht dagegen eine kernhaltige Tunica propria (Taf. XXIV, Fig. 2).

Mehr oralwärts nimmt das Kloakenrohr immer mehr den typischen Bau des Darmes an; es treten regelmässige Krypten auf, deren Epithel deutlich von dem der Zotten abweicht, indem es, gegenüber den zugespitzten Zellen der Zotten regelmässige, hohe Cylinderformen darstellt.

Im Lumen der Krypten findet sich oft körniges Secret; damit im Zusammenhang steht das Auftreten von Becherzellen und von deutlichen Secretionsvorgängen an Protoplasma und Kern der übrigen.

Auch mehrt sich das lymphatische Gewebe; es treten Lymphfollikel auf, zuweilen zeigt sich die Spitze der Zotten infiltrirt von grossen Mengen von Lymphzellen (Taf. XXX, Fig. 32 und 35).

Was die erwähnte kuppelförmige Ausstülpung der ventralen Kloakenwand anlangt, so erwies sie sich bei näherer Untersuchung hohl; die Höhle steht durch einen kurzen Kanal mit der Kloakenhöhle in Verbindung. Wenn man die dorsale Wand der Kloake spaltet, so sieht man an der gegenüberliegenden Wand eine leicht gewulstete Stelle in der Schleimhaut und hierin eine Oeffnung, durch welche eine feine Sonde in jenen Kuppelraum leicht eingeschoben werden kann (Textfig. 4 *). Die Untersuchung der Querschnitte ergiebt an dieser Stelle eine starke Verdickung der ventralen Wand, deren Schleimhaut inselartig in das Lumen der Ausstülpung vorspringt. Hinsichtlich



Fig. 4. *Echidna aculeata* ♀. Kloakenrohr von der dorsalen Seite gespalten, um die Zotten der Schleimhaut und den Zugang (*) in die kuppelförmige Ausstülpung der ventralen Wand zu zeigen. Nat. Gr. *P* Penis, * * COWPER'sche Drüsen.

des Baues aber weicht sie in keiner Beziehung ab von dem der übrigen Darmwand; nur fallen zahlreiche lymphatische Infiltrationen auf (Taf. XXX, Fig. 31, 32 und 35).

Die Deutung des Gebildes muss ich offen lassen; möglicher Weise handelt es sich um eine kleine Tasche, die den relaxirten Penis aufzunehmen bestimmt ist. Die topographische Lage würde einer solchen Annahme nicht im Wege sein. Ueber eine Penistasche bei *Echidna* ist mir aus der Literatur nichts bekannt geworden; da sie aber bei *Ornithorhynchus* und bei den meisten Marsupialen gut entwickelt ist, so wäre es auffallend, wenn sie dem Ameisenigel fehlen sollte.

Glandulae bulbo-urethrales. (Cowper'sche Drüsen.)

Schon die älteren Untersucher wussten, dass bei den Monotremen ein paar Cowper'sche Drüsen vorkommen; doch sind die Mitteilungen darüber bei *Echidna* ausserordentlich spärlich. Ausser der schon citirten Arbeit von Everard Home, welcher eine Abbildung giebt (Textfig. 1 A), ist die Drüse nicht ausführlich beschrieben worden, und an Untersuchungen über den feinen Bau fehlt es bisher gänzlich. Vlacović vermisst diese Organe an seinem Materiale, glaubt aber, dass sie bei der Section verloren gegangen seien; Oudemans fand nach langem Suchen eine kleine Drüse, deren Ausführungsgang jedoch schon durchschnitten und nicht mehr zu verfolgen war, die er jedoch auf Grund ihrer Uebereinstimmung im Bau mit der beim Schnabelthier als Cowper'sche Drüse erkannten auch bei *Echidna* für eine solche hält. Ich gebe in Textfig. 5 seine Abbildung eines Durchschnittes.

An dem mir zur Verfügung stehenden Material verhielt sich die Lage der Drüse wie vorbeschrieben (Textfig. 3 und 4 * *). Um über das Verhältniss des Ausführungsganges zur Samenurethra des Penis und um über die vermuthete Afterdrüse ins Klare zu kommen, zerlegte ich den gesammten hinteren Abschnitt der Kloake mit Penis und Cowper'schen Drüsen in Schnittserien, die Folgendes ergeben:

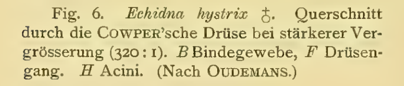
Fig. 5.



Fig. 5. Querschnitt der Cowper'schen Drüse von *Echidna hystrix* ♂. *A* Muskelschichte, *B* Bindegewebe, *C* elastische Fasern (?), *E* Sammelräume. 1/2 nat. Grösse. (Nach Oudemans.)

Fig. 6.




Fig. 6. *Echidna hystrix* ♂. Querschnitt durch die Cowper'sche Drüse bei stärkerer Vergrösserung (320 : 1). *B* Bindegewebe, *F* Drüsengang. *H* Acini. (Nach Oudemans.)

Die Cowper'sche Drüse tritt ihrer schon beschriebenen Lage wegen in der Serie sehr bald neben der Glans penis auf; sie ist nur an der äusseren (Haut) Seite umhüllt von einer starken Schicht quergestreifter Muskeln, wie dies schon von Oudemans bei beiden Monotremenarten beachtet wurde. Nach innen von dieser Schicht indessen findet sich noch eine zweite Umhüllung von glatter Musculatur, deren Züge oft weit in die Substanz der harten, festen Drüse eindringen, wo sie auf dem Querschnitt als einzelne Muskelfelder sich wiederfinden (Taf. XXIV, Fig. 4 *M. Gl. M.*). Die von Oudemans als elastische Elemente vermutheten Gebilde (Textfig. 5 [?]) vermochte ich an meinen Präparaten nicht zu finden. Anlangend die Drüsenschläuche, so sind dieselben vielfach gewunden und eingebettet in breite Lager sehr kernreichen Bindegewebes. Ihre epitheliale Auskleidung wird durch mässig hohe Cylinderzellen von sehr regel-

mässiger Form dargestellt, deren Protoplasma sich gleichmässig dunkel gekörnt erwies und Fadennetze erkennen liess; der ovale Kern liegt im unteren Drittheil der Zelle, zuweilen aber mit der platten Seite am Boden, wie es für die COWPER'sche Drüse mancher Säuger charakteristisch ist; eine Tunica propria vermochte ich ebensowenig nachzuweisen wie OUDEMANS.

Die Zellen zeigen deutlich secretorische Veränderungen, und dementsprechend enthielten die Lumina der meisten Drüsenschläuche ziemlich viel gelbliches, körniges Secret (Taf. XXIV, Fig. 4).

Letztere nun laufen aus in eine Anzahl von spaltförmigen Hohlräumen, wie sie auf der Abbildung von OUDEMANS (Textfig. 5) gut zu sehen sind. Das sie bekleidende Epithel muss als eine Fortsetzung des Drüsenepithels aufgefasst werden; es nimmt an der Secretion theil und erscheint zuweilen durch den Secretdruck etwas niedriger als das Epithel der Drüsenschläuche (Textfig. 6).

Die Spalträume vereinigen sich dann zu einem gemeinsamen Ausführungsgange; derselbe ist, wie bei *Ornithorhynchus*, einfach. Schon EVERARD HOME konnte sein Verhalten durch Injectionen von der Harnsamenröhre aus feststellen; der Gang durchbohrt den Stamm der Ruthe und endet mit freier Oeffnung in der Samenurethra, ungefähr $^1/_{10}$ engl. Zoll hinter ihrem Eintritt in den Penis. DUVERNOY sah ihn, wie erwähnt, in das Schaltstück zwischen gemeinsamer und Harnsamenröhre einmünden. „Vor dem Beginn des distalen Sackes an der dorsalen Wand des Samenkanales liegt eine Falte, beiderseits von ihr eine feine Oeffnung, die rechte etwas mehr nach vorn; sie führen in die gebogenen Ausführungsgänge der COWPER-schen Drüsen."

Ein glatter Durchschnitt durch die COWPER'sche Drüse lässt den einseitigen Muskelmantel, die Felderung der Drüse und die Spalten der Sammelräume schon mit unbewaffnetem Auge erkennen (Taf. XXVI, Fig. 13).

OUDEMANS hält die COWPER'sche Drüse von *Echidna* nach dem Typus der acinösen Drüsen gebaut; Acini und Drüsengänge sind nach ihm mit einem cubischen Epithel ausgekleidet und mit breiteren Zügen von Bindegewebe umgeben (Textfig. 6).

HOME sah COWPER'sche Drüsen auch beim weiblichen Ameisenigel.

Analdrüse.

Ueber eine Afterdrüse bei *Echidna* finde ich in der Literatur nur eine einzige Angabe für das weibliche Thier; dort hat sie C. MAYER beobachtet. EVERARD HOME zeichnet in seiner Abbildung (Textfig. 1 A) in der (dorsal eröffneten) Rectalhöhle eine Anzahl Drüsenöffnungen, welche er als Rectaldrüsen bezeichnet (*R.Dr.*). Ob dieses die Ausführungsgänge einer Analdrüse sein sollen, ist aus seiner Abhandlung nicht ersichtlich. Ich meinerseits habe Drüsen im Rectum (Kloake) nicht gefunden.

An meinem Präparat aber war eine wirkliche Afterdrüse in Form einer mächtigen Talgdrüse vorhanden; nicht ohne weiteres sichtbar, muss sie den COWPER'schen Drüsen unmittelbar anliegen, ja von ihr theilweise umfasst werden, wenn man den Bildern der Querschnittserie, bei denen allerdings die Lage der Gebilde zu einander durch Schrumpfung etwas verschoben sein mag, trauen darf.

Die Talgdrüse setzt sich zusammen aus einer grossen Anzahl einzelner Läppchen, welche durch breite Züge kernhaltigen Bindegewebes getrennt sind; in diesen finden sich vereinzelte Felder gestreifter Musculatur, welche wohl dem Sphincter cloacae angehört.

Wo die Drüse ausmündet, konnte ich an meinem Materiale nicht feststellen; ich vermuthe jedoch, dass sie neben der Kloakenöffnung frei an der Hautoberfläche mündet, denn es fand sich an einer Stelle fast durch die ganze Dicke der Drüse ein mächtiger Haarschaft, daneben zwei starke, mit Secret erfüllte Ausführungsgänge (Taf. XXIV, Fig. 1; Taf. XXX, Fig. 34).

Penis. Samenurethra.

Form und Gestalt des Penis sind bekannt und mehrfach durch Abbildungen wiedergegeben. So fand Everard Home die Ruthe beim ausgewachsenen Thier, welche nach ihm eine grosse Elasticität besitzt, im ausgereckten Zustand etwa 3 engl. Zoll lang, wobei das Praeputium sich in korkzieherartigen Windungen dem Schaft derselben anlegt (Textfig. 1 A). Jede der beiden Eicheln ist in zwei Fortsätze getheilt, in deren Centrum sich eine flache Grube findet, umgeben von concentrisch angeordneten Kreisen kleiner, prominenter Papillen.

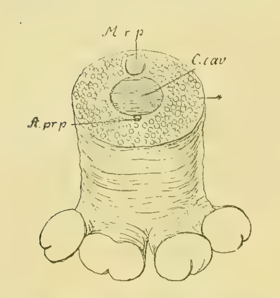


Fig. 7. Penis von *Echidna hystrix*. Nach Vlacović. 5:1. *M. r. p.* Musc. retractor penis, *A. pr. p.* Art. prof. penis, *C. cav.* Corpus cavernosum, * Muskelschläuche.

Auch Vlacović hat über Form und inneren Bau der Ruthe von *Echidna* Angaben gemacht und insbesondere über das Verhalten der Glandes Untersuchungen angestellt. Eine Zeichnung, welche die Verhältnisse richtig wiedergiebt, füge ich in starker Vergrösserung hier an (Textfig. 7).

Duvernoy studirte die Ruthe beider Monotremenarten und hebt bezüglich des äusseren Verhaltens einen Unterschied zwischen *Ornithorhynchus* und *Echidna* hervor, wonach die Glans bei jenem doppelt, bei *Echidna* vierfach getheilt sei. Bemerkenswerth ist, dass er nur beim Schnabelthier von einer Penistasche spricht; bei *Echidna* scheint sie, wie ich schon bemerkte, bis daher Niemand beobachtet zu haben.

Zur näheren Erforschung des inneren Baues zerlegte ich den grössten Theil des Penis von der Glans her in eine Querschnittserie. Die Untersuchung hat Folgendes ergeben:

In den centralen Gruben der Fortsätze der Glans finden sich mehrere Reihen concentrisch angeordneter Papillen, welche mit einer dicken, an der Oberfläche verhornten Epidermis überkleidet sind, so dass sie den Eindruck harter Stacheln hervorrufen; sie stülpt sich in die Ausspritzungskanäle der Papillen tief ein. Auch die Cutis der übrigen Theile der Eicheln und des caudalen Ruthenabschnittes, welche im Bau den gewöhnlichen Charakter trägt, ist mit der gleichen, hier etwas weniger stark entwickelten Epidermis bedeckt.

Das Gerüst der Glans wird aus regellos durch einander gelagerten Bündeln eines feinfaserigen, kernreichen Bindegewebes gebildet, in welchem in weiterer Folge unregelmässige Spalten und Lücken auftreten, die einen Inhalt nicht besitzen. Blutgefässe sind in diesem Abschnitt der Ruthe nur spärlich nachweisbar. (Vergl. auch Taf. XXVII, Fig. 15 von *Ornithorhynchus*).

Weiter oralwärts weist der Penis einen ähnlichen Bau auf, wie bei den übrigen Säugern, jedoch mit eigenthümlichen Abweichungen.

Zunächst ist central ein paariges, stark entwickeltes Corpus cavernosum vorhanden, dessen Balkenwerk überwiegend aus ungestreifter Musculatur besteht, und in dessen Lücken sich noch Mengen von Blutkörperchen finden. In der dorsalen Rinne zwischen den cavernösen Körpern liegt die starkwandige A. dorsalis penis, in der ventralen eine weite Vene. In der breiten Scheidewand der Corpora cavernosa ziemlich ventral die Samenurethra als länglicher Spalt; dorsal von ihnen regelmässig starke Bündel markloser Fasern (Taf. XXIX, Fig. 26).

Die Samenurethra ist bei dem geschlechtsunreifen Thier nur schwach entwickelt und mit einer Schicht Cylinderzellen ausgekleidet, deren Protoplasma eine grobe Körnung aufwies.

Rings um die beschriebenen, central belegenen Schwellkörper herum, die sich im Bau von denen anderer Säuger nicht unterscheiden, liegen nun, ventral und seitlich die Samenurethra noch umschliessend,

zwei symmetrisch angeordnete Gruppen schlauchartiger Gebilde, deren dicke Wände ganz aus glatter Musculatur bestehen; diese ist in eine stark entwickelte äussere längsverlaufende und in eine schwächere, innen belegene circuläre Schicht angeordnet. Die Muskelschläuche sind mit einem Endothel ausgekleidet, in ihrem Lumen finden sich Massen von Blutzellen; sie liegen zu Gruppen geordnet in Fächern, welche gebildet werden durch mehr oder minder breite Züge fibrillären, kernreichen Bindegewebes, welche von der Albuginea des Penisschaftes zum central gelegenen Corpus cavernosum ziehen (Taf. XXIX, Fig. 26 * und 27).

Ich habe diese Gebilde auch bei *Ornithorhynchus* und *Phalangista* gefunden; man muss sie auffassen als ein zweites, peripher gelegenes Schwellkörperpaar, dessen Elemente von dem typischen Verhalten des cavernösen Gewebes, wie wir es sonst kennen und wie es in dem central belegenen Schwellkörper der Monotremen repräsentirt ist, insofern abweichen, als hier das Bindegewebe zu Gunsten der glatten Musculatur ganz in den Hintergrund tritt, ja verschwindet; es handelt sich um ein System rein muskulöser Schläuche, auf die ich beim Schnabelthier noch zurückkommen werde. In der Glans zeigte sich bei *Echidna* von diesen Gebilden nichts, wohl aber, wie wir sehen werden, bei den geschlechtsreifen Exemplaren von *Ornithorhynchus* und *Phalangista* (Taf. XXIX, Fig. 26 *, 27 und 28).

Diese Gebilde fallen wohl zusammen mit den zahlreichen röhrigen Querschnitten, welche Vlacović in seiner Abbildung (Textfig. 7 * Muskelschläuche) wiedergiebt. Duvernoy sah bei *Echidna* nur ein paariges Corpus cavernosum, während er beim Schnabelthier jederseits 2 über einander liegende feststellte. Das ist nicht zutreffend, die Schwellapparate verhalten sich bei beiden Monotremenarten ganz gleich.

Eigenthümlich der männlichen Ruthe bei den Monotremen und bedingt durch die Retrahirbarkeit derselben in eine Scheide ist eine Muskelanordnung, welche man sonst nur bei Vögeln und Reptilien findet. Das Dorsum penis ist in seiner ganzen Länge von einem bandartigen, quergestreiften Muskel bedeckt, den schon Duvernoy kannte, und welchen auch Vlacović in seiner Zeichnung angiebt (Textfig. 7).

Aus der Abbildung Everard Home's (Textfig. 1 A) ist dieser Muskel nicht ersichtlich; ich hege aber die Vermuthung, dass das von ihm in Textfig. 1 B als „Praeputium" dargestellte Gebilde den fraglichen Muskel in abgelöstem Zustande darstellen könnte; gerade Home weist auf die grosse Elasticität und Vorschnellbarkeit des Penis bei *Echidna* besonders hin und damit zugleich auf die Nothwendigkeit eines Retractors. Um diesen handelt es sich in der That (Taf. XXIX, Fig. 26 *Q.M.*).

Ornithorhynchus anatinus Gray.

Im Gegensatz zu den spärlichen Untersuchungen über *Echidna* finden sich über die anatomischen Verhältnisse der Geschlechtsorgane beim Schnabelthier in der Literatur schon frühzeitig Angaben; namentlich sind es die englischen Autoren, denen wir über beide Geschlechter eingehende Studien verdanken. So haben Home, R. Owen, Knox, ferner Duvernoy, Meckel und Andere zum Theil sehr ausführliche Arbeiten über dieses Thier veröffentlicht.

Bezüglich der hier interessirenden Fragen giebt Everard Home schon im Jahre 1802 mit *Echidna* zugleich eine gründliche Beschreibung auch von *Ornithorhynchus*. Er bemerkt, dass bei diesem von äusseren Geschlechtsorganen nichts zu sehen, und das Kennzeichen des Geschlechtes nur durch den Sporn des Hinterschenkels gegeben sei. Dieses Verhalten wurde von Bennet (1835) bestätigt, der den Penis in eine in der Nähe des Afters befindliche Scheide eingeschlossen fand, aus der er hervorgepresst werden konnte.

Home hatte des Weiteren Gelegenheit, durch Injectionen am männlichen Geschlechtsapparate das Verhalten der Kanäle und ihrer Ausmündungen zu untersuchen und die Conformität dieser Verhältnisse mit *Echidna* festzustellen. Der im relaxirten Zustande kurze und schmale Penis, der auch bei der Erection nicht erheblich an Länge gewinnt, dient auch beim Schnabelthier nur zur Durchleitung des Samens, nicht

des Urines, welch' letzterer, wie bei *Echidna* durch die kurze, gemeinsame Harnröhre in das Rectum geleitet wird. Wie beim Vogel ist ein Praeputium in Form einer zwischen Anus und Ruthe gelegenen Falte vorhanden. Eine weitere Vogelähnlichkeit ist gegeben in der doppelten Glans, die insofern von der des Ameisenigels abweicht, als sich aus der centralen Depression je 4 lange, harte Stacheln erheben (Textfig. 15 und 16).

In der mustergültigen Abhandlung von W. KNOX (1824) werden die Befunde HOME's im Wesentlichen bestätigt; er fand in der Wand der gemeinsamen Urethra kein cavernöses Gewebe, doch besass sie mit dem Rectum einen gemeinsamen Constrictor. Auch konnte er durch eine Reihe mühsamer Injectionsversuche feststellen, dass die physiologischen Vorgänge bei der Cohabitation denen bei *Echidna* analog verlaufen.

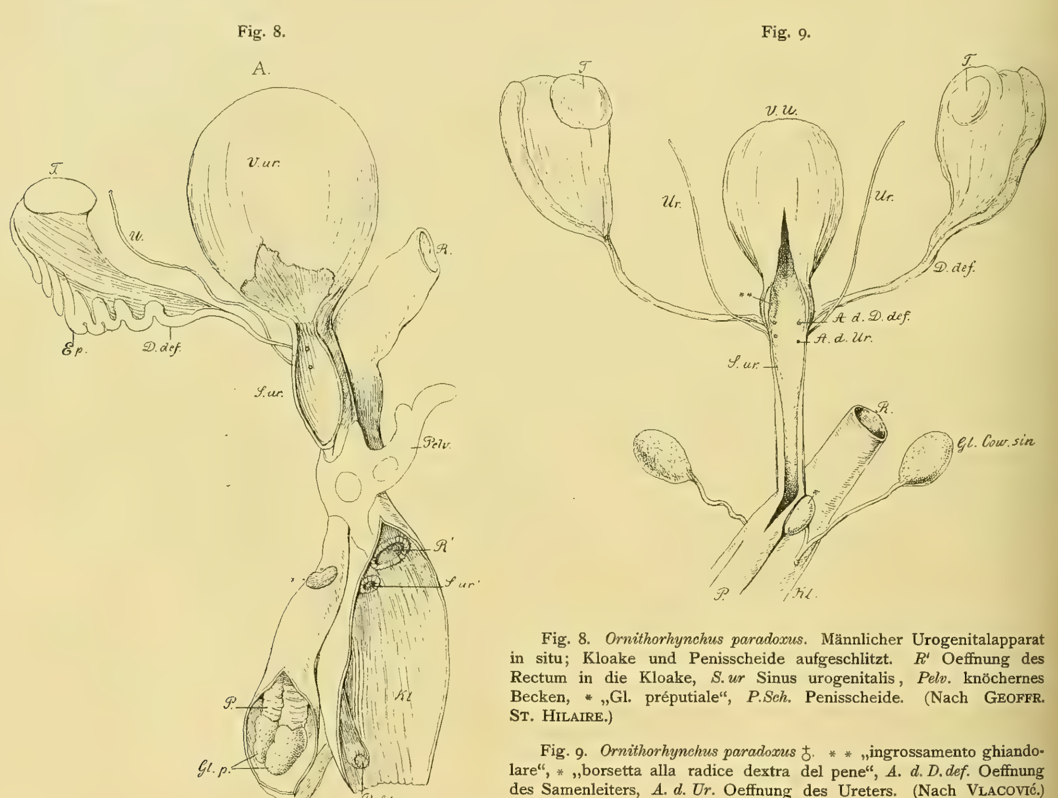


Fig. 8. *Ornithorhynchus paradoxus.* Männlicher Urogenitalapparat in situ; Kloake und Penisscheide aufgeschlitzt. *R'* Oeffnung des Rectum in die Kloake, *S. ur* Sinus urogenitalis, *Pelv.* knöchernes Becken, * „Gl. préputiale", *P.Sch.* Penisscheide. (Nach GEOFFR. ST. HILAIRE.)

Fig. 9. *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. * * „ingrossamento ghiandolare", * „borsetta alla radice dextra del pene", *A. d. D. def.* Oeffnung des Samenleiters, *A. d. Ur.* Oeffnung des Ureters. (Nach VLACOVIĆ.)

Eine gute Abbildung der männlichen Geschlechtsorgane des Schnabelthieres von GEOFFROY ST. HILAIRE, welche diese in situ wiedergeben, füge ich bei (Textfig. 8). An ihr sind insbesondere die Verhältnisse der Kloake mit Einmündung von Rectum und Harnröhre, ferner die Penisscheide und der Penis mit der doppelten Glans gut zu übersehen. Was die Einmündung der Harn- und Samenleiter in den Anfangstheil der Harnröhre anbetrifft, so sehen wir dieselben Verhältnisse wie bei *Echidna*. Die Ductus deferentes, welche eine Ampulle nicht besitzen, münden nach der übereinstimmenden Mittheilung der Untersucher oral vom Harnleiter in die Harnröhre, unmittelbar nach ihrem Austritt in die Blase. Nach KNOX

sollen die Ausmündungsstellen lineare Oeffnungen sein, deren vorderes Ende eine Klappe bildet; auch liege hier eine kleine Schleimdrüse.

Bei anderen Untersuchern sind sie als punktförmige Oeffnungen beschrieben, und eine Schleimdrüse ist nirgends erwähnt. Wahrscheinlich verwechselt KNOX das hier vorkommende Lager von Urethraldrüsen damit. Die angefügte Abbildung von VLACOVIĆ lässt auch diese Verhältnisse gut übersehen (Textfig. 9). —

Zu eigenen Untersuchungen standen mir zur Verfügung die Organe eines noch jugendlichen Thieres und diejenigen eines völlig ausgewachsenen, geschlechtsreifen; die Abbildung der letzteren füge ich hier an (Textfig. 10). Eine Anschwellung des Samenleiters fehlt, doch zeigt der Nebenhoden bei starker Entwickelung eine eigenthümliche Gestaltung, indem er sich ausnimmt wie abgesprengte Stücke des Hodens. Aus der gespaltenen Scheide ragt die doppelte Glans hervor, die COWPER'schen Drüsen (*), welche nur zu einem Paar vorhanden sind, zeigen eine bedeutende Entwickelung und besitzen fast Haselnussgrösse. Die Ausführungsgänge, welche nach Angabe aller Autoren beim männlichen Schnabelthier von bedeutender Länge sind, konnten aus Gründen der Erhaltung hier in ganzer Ausdehnung nicht dargestellt werden.

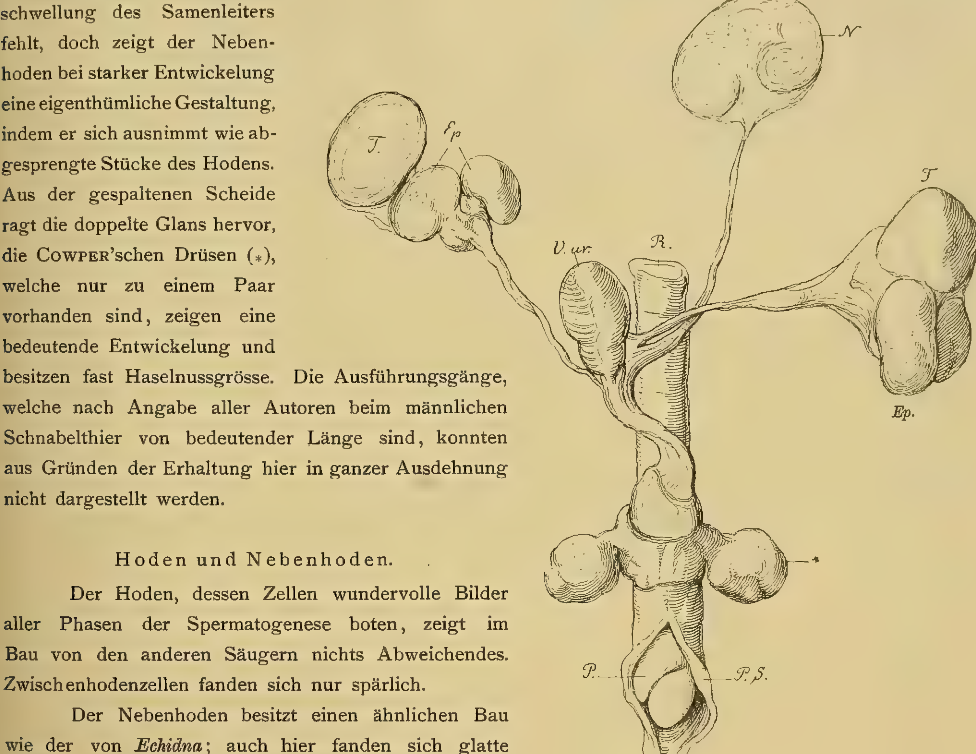


Fig. 10. *Ornithorhynchus anatinus* GRAY. Nat. Grösse. *Ep.* Nebenhoden, * Gl. Cowperi, *P. S.* Penisscheide.

Hoden und Nebenhoden.

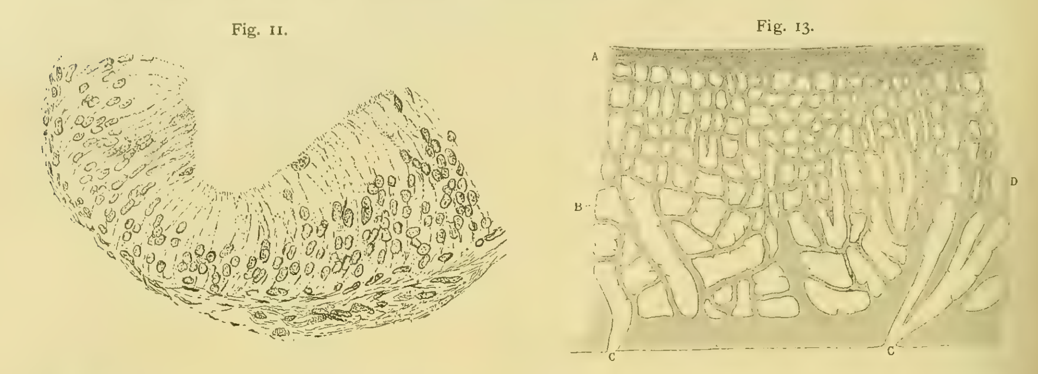
Der Hoden, dessen Zellen wundervolle Bilder aller Phasen der Spermatogenese boten, zeigt im Bau von den anderen Säugern nichts Abweichendes. Zwischenhodenzellen fanden sich nur spärlich.

Der Nebenhoden besitzt einen ähnlichen Bau wie der von *Echidna*; auch hier fanden sich glatte Fasern in der äusseren Hülle, äusserst spärlich im intertubulären Bindegewebe.

Ein wesentlicher Unterschied besteht aber in Bezug auf die epitheliale Auskleidung der Nebenhodenkanälchen; während beim jungen, nicht geschlechtsreifen *Ornithorhynchus* die Zellen sich fast ganz verhielten, wie bei der (gleichfalls geschlechtsunreifen) *Echidna*, und ein einschichtiges, niederes Cylinderepithel darstellten, waren die Schläuche beim geschlechtsreifen Thier ausgekleidet mit einem ausserordentlich schlanken, zierlichen Cylinderepithel, dessen Zellen in 4—6 Schichten über einander stehen. Sie tragen den ovalen Kern an der Grenze des unteren Zelldrittheils und lassen im stark gekörnten, mit Fadennetzen versehenen Protoplasma lebhafte Secretionsvorgänge er-

kennen, bei denen die Kerne zuweilen ausgestossen werden. Cilien, Secretfäden oder Büschelzellen konnte ich nicht nachweisen. Das fadige, bläschenartige Secret schliesst Ballen von Spermatozoen ein.

Das Epithel steht auf einer kernhaltigen Tunica propria (Textfig. 11).



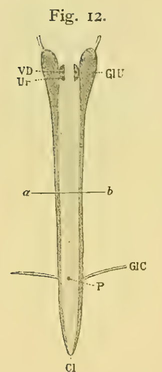


Fig. 11. Epithel aus einem Nebenhodenkanälchen von *Ornithorhynchus anatinus* Gray. 1:560.

Fig. 12. *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. Harnröhre, der Länge nach aufgeschnitten. Der Theil oberhalb der Linie *ab* zeigt die dorsale, unterhalb die Ventralseite. Nat. Grösse. *UD* Einmündung des Samenleiters, *Ur* die des Harnleiters, *GlU* Urethraldrüsen, *GlC* Ductus gl. Cowperi, *P* Oeffnung der Communication mit dem Penis, *Cl* Einmündung der Harnröhre in die Kloake. (Nach Oudemans.)

Fig. 13. *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. Längsschnitt durch den dickeren Anfangstheil der Harnröhre. *A* äusseres, mit glatten Muskelfasern durchsetztes Bindegewebe, *B* Glandulae urethrales, *C* Einmündungsstellen derselben in die Urethra, bei *D* in einigen Acini Epithelzellen. (Nach Oudemans.)

Ductus deferens.

Der Samenleiter ist hinsichtlich des anatomischen Verhaltens nicht von dem der *Echidna* verschieden.

Caudaler Blasenpol; Urethra.

Die anatomischen Verhältnisse wurden an einer Querschnittserie untersucht.

Die Dicke der Harnröhrenwand fand Oudemans bei einem ausgewachsenen Exemplare von *Ornithorhynchus* kurz vor der Einmündung der Samenleiter etwa 3 mm; dann aber nimmt sie rasch an Stärke ab, und 15 mm unterhalb zeigt sie nur noch 1 mm Wandstärke (Textfig. 12). Sie ist nach meinen Untersuchungen aufgebaut aus starken Bündeln glatter Muskelfasern in überwiegend circulärer Anordnung. Hier und da zweigen sich schmale Züge ab, um in die Randpartie der Drüsenschicht einzudringen, jedoch nicht tief.

Die Urethralschleimhaut, welche sich vielfach zu unregelmässigen Falten erhebt, ist in ihrem oralen Abschnitt ausgekleidet von dem Uebergangsepithel der Harnblase. Sie zeigt sich in fast ganzer Dicke mit schlauchförmigen (nach Oudemans acinösen) Drüsen erfüllt, welche theils in Gruppen, theils mehr vereinzelt liegen und durch schmale Züge eines faserigen, nicht sehr kernreichen Bindegewebes von einander getrennt sind; in diesem finden sich zahlreich glatte Muskelzellen. Das intertubuläre Gewebe geht in die ziemlich dicke Schicht von Bindegewebe über, welche die ganze Drüsenschicht umgiebt und die in ihrem oberflächlichen Theil die schon erwähnten Muskelbündel enthält. Auf Längsschnitten konnte Oudemans

wahrnehmen, dass die Drüsenschläuche eine Verästelung eingehen, sich stark schlängeln und nach der Urethra zu sich vereinigen; auch fand er die blinden Enden derselben ein wenig verdickt.

Die Einmündungsöffnungeu der Drüsenschläuche in die Harnröhre sind verengert und mit unbewaffnetem Auge nicht zu sehen.

Vlacović hat im Jahre 1852 gleichfalls die Harnröhre und ihre Drüsen beim männlichen Schnabelthier beschrieben und hielt deren Anhäufung für eine wirkliche Prostata. Am vorderen Ende des Sinus urogenitalis, so sagt er, findet sich unmittelbar an der Blasenmündung eine Anschwellung in Form eines Ringes, dessen oberer Rand eingekerbt ist, wodurch er in zwei Hälften getheilt wird; nach der Meinung früherer Autoren habe diese Anschwellung nur aus Muskelfasern bestanden, die mikroskopische Untersuchung ergab aber Drüsen in leicht geschlängelter Röhrenform. Die Drüsenschläuche stellen sich den beigefügten Abbildungen nach theils als einfache, theils als verästelte Röhren dar und zeigen am Ende eine Anschwellung. Sie waren erfüllt von einer braunen moleculären Masse.

Oudemans' Befunde sind also denen von Vlacović conform.

Was die Ausdehnung der Drüsenschicht anbelangt, so fand ich dieselbe nicht auf die Harnröhre beschränkt, sondern auch die Schleimhaut des hinteren Blasenpoles von ihnen erfüllt, nur dass sie hier nicht ganz so dicht lagen. Vlacović giebt an, dass auch der dünnere Wandtheil in spärlicherer Anzahl diese Drüsen enthalte.

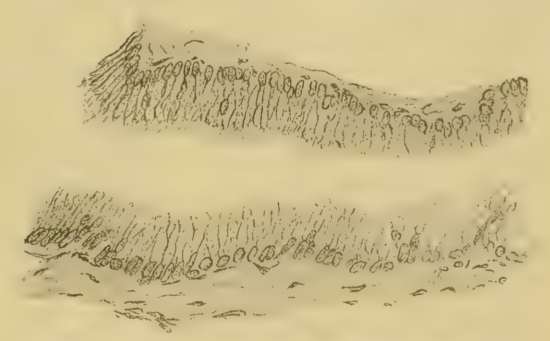


Fig. 14. Epitheliale Auskleidung eines Urethraldrüsenschlauches von *Ornithorhynchus anatinus*. 434:1.

Meine eigenen Untersuchungen über den feineren Bau der Urethraldrüsen ergeben, dass eine Tunica propria fehlt; auch Oudemans hat sie nicht gefunden. Das einschichtige Drüsenepithel zeigt ein eigenthümliches Ansehen. Es handelt sich um hohe, schmale Zellen von streng cylindrischer Form, welche nach dem Drüsenlumen zu nicht abgeschlossen erscheinen; sie sind an ihrem distalen Ende „offen", und so täuschen die frei vorragenden Zellwände oft ciliare Fortsätze vor. Diese Zellform ähnelt den Cylinderepithelien im Harnleiter mancher Vögel, wie ich sie in Fig. 5, Taf. XIII, meiner Arbeit über den Harnleiter veröffentlicht habe.

Das Protoplasma dieser Zellen lässt eine gleichmässig dunkle Körnung und Fadennetze erkennen; der ovale, meist mit mehreren Nucleolen versehene Kern liegt am Boden der Zelle, die Längsaxe zusammenfallend mit der der Zelle (Textfig. 14).

Im Lumen der Drüsenschläuche findet sich spärlich feinkörniges Secret, mit dem auch die Zellen streckenweis bedeckt sind (Taf. XXIX, Fig. 29 und 30).

Oudemans konnte wegen ungenügender Conservirung seines Materials in Bezug auf das Drüsenepithel zu sicheren Schlüssen nicht gelangen. „Jedenfalls kann es kein hochzelliges Epithel gewesen sein; dafür war die erhärtete Secretmasse zu umfangreich."

Penis, Glans penis.

Vom äusseren Verhalten der Glans penis war schon die Rede; Geoffeoy St. Hilaire hat die feineren Verhältnisse derselben und das Praeputium genauer beschrieben und durch eine Abbildung er-

läutert, welche ich hier wiedergebe (Textfig. 15). Eine Serie von Querschnitten ergab grosse Aehnlichkeit mit dem Verhalten bei *Echidna*. Auch hier fand sich die Oberfläche der Eichel bedeckt von einer vielschichtigen Epidermis, die sich als dicker Mantel auch um die prominenten Stacheln legte und in deren centralen Kanal tief sich einstülpt.

Fig. 15.

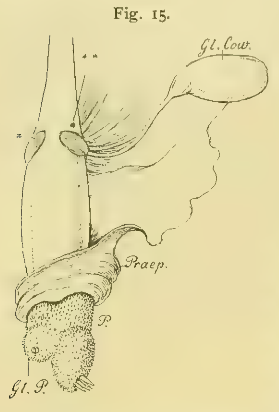


Fig. 16.

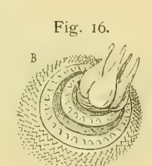


Fig. 15. *Ornithorynchus paradoxus.* Ausgestülpter Penis und COWPER'sche Drüse mit Ausführungsgang. *Praep.* Praeputium, *Gl. P.* Glans penis, * „Gland. préputiale", * * deren Ausführungsgang. (Nach GEOFFR. ST. HILAIRE.)

Fig. 16. *Ornithorhynchus paradoxus.* Glans penis mit 4, an ihren Spitzen durchbohrten Endstacheln, um welche eine Anzahl kleinerer circulär angeordnet sind. Stark vergr.

Im Uebrigen wird der innere Bau der Glandes einschliesslich der Stacheln dargestellt aus cavernösem Gewebe, welches hier viel prägnanter hervortritt als bei der geschlechtsunreifen *Echidna*. Es handelt sich um ein grobes, bindegewebiges Balkenwerk, in dessen Maschen sich zahlreich Anhäufungen von Blutbestandtheilen erhalten haben. Das Bindegewebe ist kernreich, um die einzelnen Lücken des Netzwerkes findet sich ein stark entwickelter Ring von glatter Musculatur. Im Balkennetz selbst sind Muskelfasern nicht auffindbar; es ist von zahlreichen Capillaren und kleineren Blutgefässen durchbrochen (Taf. XXVII, Fig. 15 und 16). Die Lücken werden von einem Endothel ausgekleidet.

Innerhalb der Stacheln und grösseren Papillen liegen die Fasern des Bindegewebes enger, die Lücken verschwinden fast; hier treten kleine Arterien und Venen in regelmässiger, kreisförmiger Anordnung in die Erscheinung, glatte Muskelzellen sind jedoch nicht nachweisbar.

Was die Stuctur des Penis anlangt, so habe ich denselben, wie bemerkt, im Gegensatz zu DUVERNOY, im Bau ganz dem der *Echidna* gleich gefunden. Dorsal von der Samenurethra und seitlich von ihr liegt das paarige Corpus cavernosum, dessen Bälkchen aus vielkernigem Bindegewebe mit eingesprengten glatten Muskelfasern bestehen und das also vom gewöhnlichen Typus nicht abweicht. Seitlich vom Corpus cavernosum ventral die Samenurethra noch umschliessend, von den central belegenen Schwellkörpern durch eine breite Bindegewebsschicht getrennt, treten als zwei deutlich begrenzte Felder die Gruppen jener eigenthümlichen, bei *Echidna* näher beschriebenen Muskelschläuche auf, deren Innenwand mit einem Endothel bekleidet ist, und deren Lumen grosse Mengen von Blutkörperchen enthält.

Dass es sich hier um ein zweites Paar von, allerdings anders gearteten, Schwellkörperen handelt, unterliegt keinem Zweifel; DUVERNOY hat diese Gebilde gewiss gekannt, denn er fand bei *Ornithorhynchus* jederseits zwei cavernöse Körper „über einander liegend", der obere grösser, der untere kleiner, beide von einem Kanal durchbohrt. Er sah zwischen beiden ein feines Gefässbündel, welches durch kleine Oeffnungen mit beiden cavernösen Körpern in Verbindung steht. Ueber den so ganz abweichenden Bau der aussen belegenen äussert er sich nicht, und jedenfalls ist seine Behauptung nicht zutreffend, dass der Penis von *Echidna* dieser aussen belegenen Corpora cavernosa entbehre (Textfig. 17).

In den bindegewebigen Septen, welche die Schlauchgruppen des lateralen Corpus cavernosum umgrenzen, fand ich spärlich vertheilt Bündel markloser Fasern.

Die Samenurethra ist gegen ihre Umgebung begrenzt durch einen breiten Ring circulär angeordneter glatter Musculatur; sie ist ausgekleidet von einem mehrschichtigen Epithel, dessen untere Zelllagen cubisch, dessen obere durch das Secret abgeplattet erscheinen. Es macht somit den Eindruck des Uebergangsepithels. Eine Tunica propria ist nicht nachweisbar.

Glandula bulbo-urethralis (Cowperi).

Schon COWPER, HOME, MECKEL, GEOFFROY ST. HILAIRE, DUVERNOY und Andere wussten, dass bei *Ornithorhynchus* ein Paar Anhangsdrüsen des männlichen Geschlechtsapparates vorhanden sind, und geben eine Beschreibung; auch die ungewöhnlich langen Ausführungsgänge derselben waren ihnen sehr wohl bekannt.

Anlangend die Lage dieser Gebilde zum Geschlechtsapparat und zur Musculatur des Beckens, so haben GEOFFROY ST. HILAIRE und MECKEL hierüber Beschreibungen und Abbildungen geben (Textfig. 18 und 19). EGGELING hat sie in neuerer Zeit bei den Beutelthieren beschrieben, ebenso V. D. BROEK für die weiblichen Vertreter dieser Gattung.

MECKEL insbesondere konnte die Topographie dieser Gebilde genau festlegen; er fand die ziemlich grosse, derbe Drüse zwischen der Basis der Ruthe, dem Arcus ischii und der Innenseite des Oberschenkels (Textfig. 18 und 19).

Nach KNOX haben sie ihre Lage nahe dem Anus, ausserhalb des Beckens und werden nach Fortnahme der Haut des Perineums und der sie unmittelbar bedeckenden Muskeln leicht gefunden. Die relative Grösse der Drüsen erklärt sich, wie KNOX meint, aus dem Umstand, dass die Prostata, die Samen- und accessorischen Bläschen dagegen „verschwinden".

Fig. 17.



Fig. 18. Fig. 19.

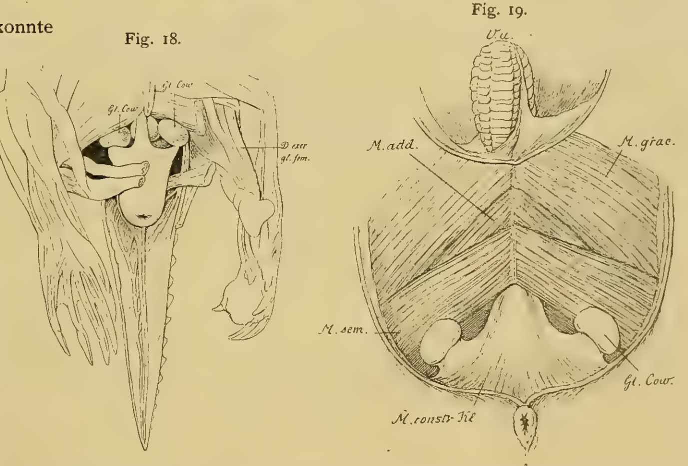


Fig. 17. Theil eines Querschnittes des Penis von *Ornithorhynchus*. *A*. Centrale enge cavernöse Räume, *B*. Querschnitte peripherischer Venen; *Bd*. Bindegewebe; *Gl. M.* Schläuche glatter Muskeln; *End*. Endothel. Hämatoxylin-Eosinfärbung. Canadaeinschluss. Vergrösserung 1 : 80.

Fig. 18. *Ornithorhynchus paradoxus*. COWPER'sche Drüsen in situ. *D. excr. gl. fem.* Ausführungsgang der Schenkel-, bezw. Sporndrüse. (Nach MECKEL.)

Fig. 19. *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. COWPER'sche Drüsen in situ. *M. add.* Musc. adductor magnus, *M. grac.* Musc. gracilis, *M. sem.* Musc. semitendinosus, *M. constr. kl.* Constrictor cloacae. (Nach GEOFFR. ST. HILAIRE.)

Ueber den Punkt der Einmündung der langen Ausführungsgänge hat sich geraume Zeit eine Einigung der Ansichten nicht erzielen lassen; nachdem schon KNOX im Jahre 1824 durch Injectionsversuche von der Cavität der Glans aus nachgewiesen hatte, dass die Gänge der COWPER'schen Drüsen mit der Samenurethra des Penis in Verbindung stehen, konnte VLACOVIĆ dieses Verhalten bestätigen. OUDEMANS fand die Mündung dort, wo sie

schon Duvernoy sah, nämlich in dem kurzen Verbindungsstück zwischen gemeinsamer Harnröhre und Samenurethra.

Das Secret der Cowper'scheu Drüsen dient also bei den Monotremen nur als Beimischung zum Sperma, und tritt mit dem harnleitenden Apparate im engeren Sinne nicht in Beziehung. (Vergl. auch Textfig. 2 und 12.)

Beim männlichen Schnabelthier fand Oudemans die Cowper'sche Drüse als compacten, von einer breiten Schicht quergestreifter Muskeln umgebenen Körper; indes kommt auch hier, wie bei *Echidna* die Muskelschicht nur an einer Seite der Drüse zur Entwickelung, und zwar an der Hautseite. Man kann dies nach meiner eigenen Erfahrung ohne weiteres an Durchschnitten gehärteter Präparate mit unbewaffnetem Auge sehen. Sie verleiht in dieser Hinsicht nach meinen Untersuchungen der Cowper'schen Drüse der Monotremen eine grosse Aehnlichkeit mit der von *Herpestes*, welche letztere allerdings von dem gewaltigen Muskelmantel fast ganz umschlossen wird. (Disselhorst, Accessorische Drüsen der Geschlechtsorgane bei den Wirbelthieren, Wiesbaden 1897.) Auch Vlacović kannte diese Muskelschicht, welche nach ihm am Drüsenhalse in eine Sehnenplatte übergeht.

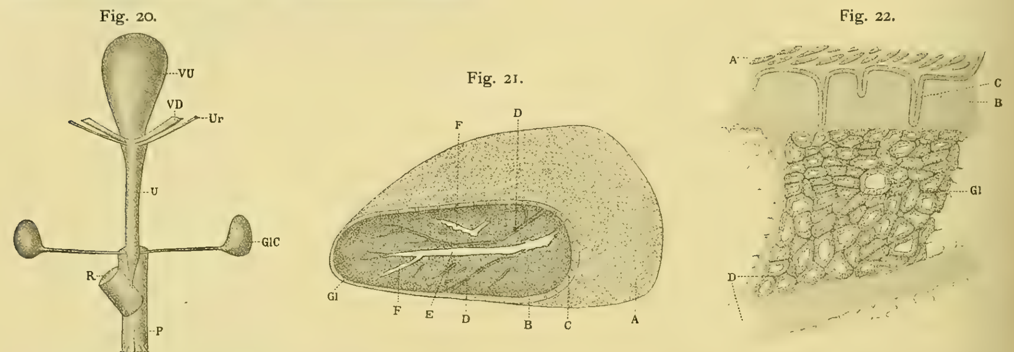


Fig. 20. Ein Theil der Geschlechtsorgane von *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. (Von der Dorsalseite.) $^1/_2$ nat. Gr. *VU* Harnblase, *VD* Samenleiter, *Ur* Harnleiter, *GlC* Cowper'sche Drüse, *R* Rectum mit Uebergang zur Kloake, *P* Penis. (Nach Oudemans.)

Fig. 21. *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. Querschnitt der Cowper'schen Drüse. Lupenvergrösserung. *A* Muskelschicht, *B* Bindegewebe, *C, D* dicke Platten von eindringendem Bindegewebe, *E* Centralhöhle, *F* grössere Drüsengänge, *Gl* Drüsenmasse. (Nach Oudemans.)

Fig. 22. *Ornithorhynchus paradoxus* ♂. Querschnitt durch die Cowper'sche Drüse bei stärkerer Vergrösserung (75 : 1). *A* Muskelgewebe, *B* Bindegewebe, *C, D* dicke Platten von eindringendem Bindegewebe, *Gl* Acini. (Nach Oudemans.)

Nach innen von diesem in seinen Bündeln ganz unregelmässig angeordneten Muskelmantel folgt eine breite Bindegewebsschichte (Textfig. 21), in welcher Oudemans stark lichtbrechende Fasern sah, die kleine vieleckige Räume umgeben; er fand die Fasern hier noch regelmässiger angeordnet als bei *Echidna*, konnte aber wegen ungenügender Conservirung seines Materiales eine Deutung nicht geben. Bei letzterem Thier ist die Bindegewebsentwickelung innerhalb der Drüse überhaupt reicher als beim Schnabelthier, wo dicke Platten und Stränge die Ausnahme sind. Bei beiden Thieren dringt jedoch das Bindegewebe von jener Schicht aus in die drüsigen Elemente hinein und füllt den ganzen Raum zwischen ihnen aus (Textfig. 22).

Meine eigenen, an einer Querschnittserie gewonnenen Befunde stimmen im Allgemeinen mit den von Vlacović und Oudemans überein; doch konnte ich in der Bindegewebsschicht die von letzterem gekennzeichneten Bildungen nicht finden. Es handelt sich um einen breiten Streifen faserigen, mässig kernreichen Bindegewebes, in welchem ich auch die von Oudemans vermutheten elastischen Fasern nicht nachzuweisen vermochte. Das Drüsengewebe liegt unmittelbar dieser Bindegewebshülle von innen an und wird durch sie vom Muskelmantel getrennt (Taf. XXVII, Fig. 19).

Anlangend die eigentliche Drüsensubstanz, so sind die Schläuche (nach Oudemans Acini) eingelagert in die Maschen eines zarten, dünnwandigen Gerüstes, welches sich aufbaut aus feinen Fortsätzen, die vom Bindegewebsmantel oder den in die Drüsenmasse vorgeschobenen Septen ausgehen (Textfig. 22). Sie vereinigen sich auch hier, wie beim Ameisenigel, zu grösseren Kanälen von verschiedener Weite, welche bei *Ornithorhynchus* jedoch nur in einen Hauptstamm führen. Dieser stellt sich auf dem Durchschnitt spaltförmig dar (Textfig. 22), und von ihm geht der Hauptausführungsgang ab. Den centralen Hohlraum, welchen Oudemans in Textfig. 21 wiedergiebt, hat auch Vlacović beschrieben (Taf. XXVII, Fig. 19).

Das Drüsenepithel ist einschichtig und wird von mässig hohen, fast cubischen Cylinderzellen dargestellt (Textfig. 21; Taf. XXVII, Fig. 20). In den Spalten und grösseren Gängen sind die Zellen etwas niedriger als in den Drüsenschläuchen.

Eine Tunica propria ist nicht vorhanden.

Ausführungsgang der Glandula bulbo-urethralis (Cowperi).

Ueber Länge und Ausmündung des Ganges in die Samenurethra habe ich das Nothwendige bereits erwähnt (Textfig. 15 und 20). Der Gang ist auf eine lange Strecke von einer dicken Hülle quergestreifter Muskeln begleitet bezw. umhüllt, jedoch, wie die Drüse, nur einseitig, so dass er zu der Muskelmasse excentrisch liegt. Die eigentliche Wand ist aufgebaut aus einer überall gleichbreiten Schicht von fibrillärem mässig kernreichem Bindegewebe, in welcher ich ungestreifte Fasern nicht nachzuweisen vermochte. Das auskleidende Epithel steht auf einer mit schmalen Kernen versehene Propria. Es handelt sich um niedrige, fast cubische Zellen, welche in zwei Schichten angeordnet sind; die dem Lumen zugekehrte besteht aus mässig hohen Cylinderzellen, deren ovaler Kern im unteren Drittheil des Zellkörpers belegen ist; die darunter liegende aus cubischen Zellen, deren ovaler Kern mit der Fläche am Boden der Zelle liegt; sie sind wahrscheinlich Ersatzzellen. Das Protoplasma zeigt sich leicht gekörnt, die Zellen lassen deutlich secretorische Bethätigung erkennen (Taf. XXVII, Fig. 17).

Das Lumen des Ausführungsganges war mit körnigem, amorphem Secret dicht erfüllt (Taf. XXVII, Fig. 18).

Analdrüse.

Wenn eine Afterdrüse bei den Schnabelthieren gefunden wurde, wie von manchen Autoren angegeben wird, so war an dem mir zur Verfügung stehenden Material nichts dergleichen vorhanden, und kann ich eigene Angaben darüber nicht machen. Da sie bei *Echidna* nicht fehlt, darf man sie auch wohl bei *Ornithorhynchus* als vorhanden voraussetzen.

W. Knox erwähnt an der inneren Oberfläche der Kloake, neben der Endigung des Rectum 5—6 dunkel gefärbte Oeffnungen, durch welche wenige, sehr kleine Drüsen ihr Secret in die Kloake absetzen. Ob die von Meckel erwähnte „Giftdrüse“ mit diesen Gebilden identisch ist, vermochte ich nicht festzustellen.

Sporn-(Schenkel-)Drüse.

Auch diese Drüse, welche unzweifelhaft den Anhangsdrüsen der Geschlechtsorgane beigerechnet werden muss, hatte ich nicht Gelegenheit zu untersuchen. Der Vollständigkeit halber gebe ich ein Bild nach Meckel, der indessen über den

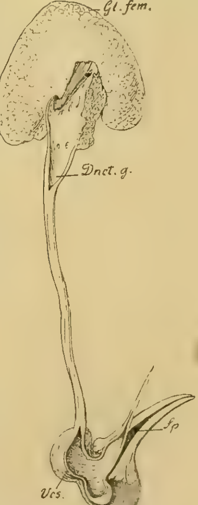


Fig. 23. *Ornithorhynchus paradoxus.* Schenkelsporn mit Drüse. *Gl. fem.* Schenkeldrüse, *Duct. g.* geöffneter Ausführungsgang, *Ves.* blasenförmige Erweiterung desselben. *Sp.* der geöffnete Sporn. (Nach Meckel.)

feineren Bau des von ihm als Schenkeldrüse bezeichneten Organes nichts Näheres beibringt. In Textfig. 18 ist der Ausführungsgang in seinem Verlauf an der Innenfläche des Schenkels bis zum Sporn zu verfolgen (*D. excr. gl. fem.*).

Für das weibliche Thier erwähnt Meckel schon im Jahre 1824 eine kleine hornlose Vertiefung an der Ferse, genau an der Stelle, wo beim Männchen der Sporn sich befindet. Diese Grube führt aber durchaus zu keinem Gange; dennoch tritt nach seinen Mittheilungen hier zur Zeit der Brunst Secretion ein, und ist sie in dieser Periode vielleicht der Sitz eines lebhaften Gefühles.

Cowper'sche (Clitoris-)Drüse beim weiblichen Schnabelthier.

In morphologischer Beziehung ist interessant, dass auch bei den Weibchen dieser niedersten Säuger ein Homologon der Cowper'schen Drüse auftritt. Owen, der sie zuerst beschrieb, nennt sie Clitorisdrüsen. Es handelt sich um 2 kleine drüsige Gebilde, welche in die Scheide der Clitoris einmünden (Textfig. 24). Eine Beschreibung des feineren Baues hat er leider nicht gegeben. Ich habe gleichwohl diese Gebilde als Cowper-sche Drüsen bezeichnen zu sollen geglaubt, da über eigentliche Clitorisdrüsen in der Säugethierreihe sonst nichts bekannt geworden ist, wohl aber bei den weiblichen Vertretern anderer Klassen jene Organe oder doch wenigstens Reste oder Andeutungen von ihnen vorkommen. Die Lage an der ventralen Wand der Kloake würde der am Vestibulum höherer Säuger entsprechen.

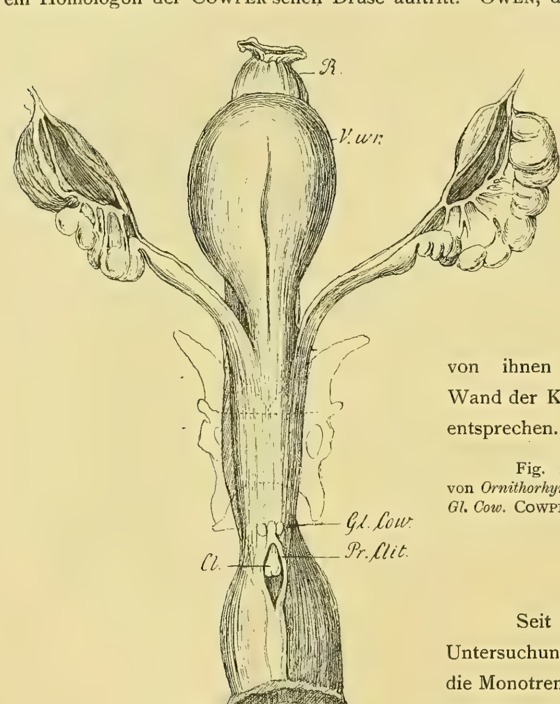


Fig. 24. Urogenitalapparat eines ausgewachsenen Weibchens von *Ornithorhynchus paradoxus*. *Cl.* Clitoris, *Pr. Cl.* Praeputium clitoritis *Gl. Cow.* Cowper'sche Drüsen. (Nach Owen.)

Marsupialia.

Seit langem ist bekannt und durch umfangreiche Untersuchungen Spoof's und Oudemans' bestätigt, dass wie die Monotremen, ebenso auch die Beutelthiere einer Ampulle des Ductus deferens entbehren. Auch ich habe dergleichen an dem von mir untersuchten Material nicht gefunden.

Das Gleiche gilt von den Glandulae vesiculares; die Annahme Martin's, dass sich bei *Phascolarctus fuscus* eine solche fände, ist schon von H. Young richtiggestellt worden. Auch fehlt eine Glandula prostatica im engeren Sinne, d. h. als ein in der Pars membranacea urethrae scharf abgesetzter und charakterisirter Körper, dessen Ausführungsgänge in den Canalis urogenitalis münden. Obwohl von einigen Autoren das Vorhandensein einer solchen prostatischen Drüse für die Beutelthiere behauptet wird, so hat doch Oudemans an einem reichen Material dargethan, dass es sich in allen Fällen um eine mächtige, die Harnröhrenwand erfüllende Schicht von Urethraldrüsen handelt. Die

mit Drüsen durchsetzte Strecke reicht von der Harnblase bis zur Einmündung der Glandulae Cowperi, und so sehen wir auch in dieser Hinsicht ein ähnliches Verhalten wie bei den Monotremen.

Die Drüsenschicht der Urethra findet sich stets umkleidet von einem dünnen Mantel glatter Muskelfasern und erreicht in keiner Ordnung der Säugethiere relativ eine derartige Entwickelung wie bei den Marsupialen. Das giebt sich auch bei äusserer Untersuchung zu erkennen; denn diese Partie der Harnröhre, welche der Pars membranacea der übrigen Säuger entsprechen würde, hat bei den meisten Beutelthieren eine kegelförmige Gestalt und in der Nähe der Harnblase ihre grösste Dicke.

Anlangend die Entwickelung der Anhangsdrüsen, so muss sie bei den Marsupialen eine sehr langsame sein; diese Thatsache glaubt Oudemans daraus schliessen zu dürfen, dass bei jungen Thieren derselben Art die Dicke der Harnröhre im Verhältniss zu ihrer Länge viel geringer ist als bei erwachsenen.

Phalangista vulpecula (?) Burnett.

Das Thier ist bisher wenig Gegenstand der Untersuchung gewesen; ausser bei Martin, welcher (1836) eine weibliche *Phalangista vulpina* beschrieb, finde ich in der mir zugänglichen Literatur nur die Untersuchung von *Phalangista maculata* durch Cunningham, der auch eine Abbildung des Urogenitalapparates im Zusammenhange giebt, die ich der Orientirung wegen beifüge (Textfig. 25).

Die Samenleiter münden in die Harnröhre unmittelbar hinter dem Punkte, wodie Ureteren sich in dieselbe eröffnen, und werden hier umschlossen von der Basis der „Prostata", d. h. von der Drüsenanschwellung der Pars membranacea urethrae (Textfig. 26 *S. i. r. D. d.*). Die „Prostata" (*Ur. Dr.*) bildet eine lange, birnförmige Anschwellung, ähnlich einer Möhre, deren dickes Ende der Harnblase zugekehrt ist. Nach dem Beckenausgang zu verjüngt sie sich und wird ventral durchbohrt von der Harnröhre, die am Beckenausgange frei aus ihr hervorgeht (Textfig. 26).

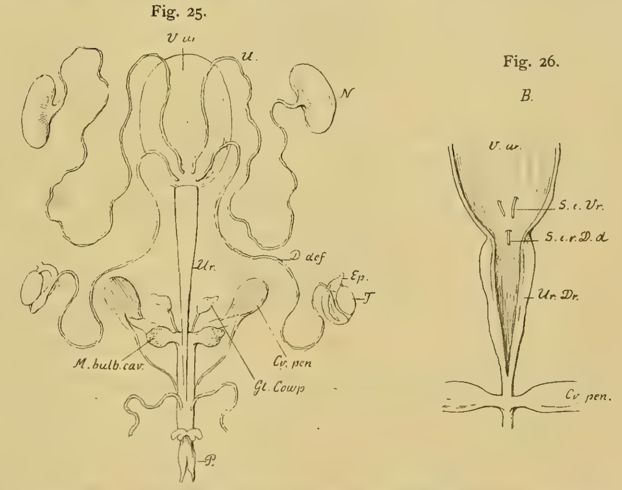


Fig. 25. Männlicher Genitalapparat von *Cuscus (Phalangista maculata)*. (Nach Cunningham.)

Fig. 26. Harnblase und Urethra von *Cuscus* (*Phalangista maculata*), geöffnet von der ventralen Seite. *S. i. Ur.* Sonde im Ureter, *S. i. r. D. d.* Samenleiter, *Ur. Dr.* Harnröhrendrüsen. (Nach Cunningham.)

Bei ihrem Beginn am Blasenhalse ist ihr Lumen spindelförmig erweitert; weiterhin bewahrt sie das gleiche Caliber. In der Umgebung der Mündung der Samenleiter zeigt sich die Schleimhaut in eine Anzahl feiner Längsfalten gelegt; zwischen ihnen öffnen sich die Ausführungsgänge der Urethraldrüsen. Diese sehr kleinen Oeffnungen sind gleichwohl mit unbewaffnetem Auge zu sehen und entleeren auf Druck eine geringe Menge brauner Flüssigkeit.

Von einem Colliculus seminalis oder einer Vesicula prostatica (Uterus masculinus) ist bei *Phalangista* keine Andeutung vorhanden.

Nach OUDEMANS sind die Oeffnungen der Urethraldrüsen in die Harnröhre bei *Macropus*, *Didelphys cancrivora*, ja vielleicht bei allen grösseren Marsupialen schon mit blossem Auge zu unterscheiden, bei kleineren (*Dasyurus*) durch Lupenvergrösserung. Bekannt waren diese Oeffnungen beim Opossum schon COWPER, bei *Didelphys azarae* MARTIN und JONES, beim Känguruh R. OWEN, und CUNNINGHAM sah sie auch bei *Thylacinns cynocephalus*.

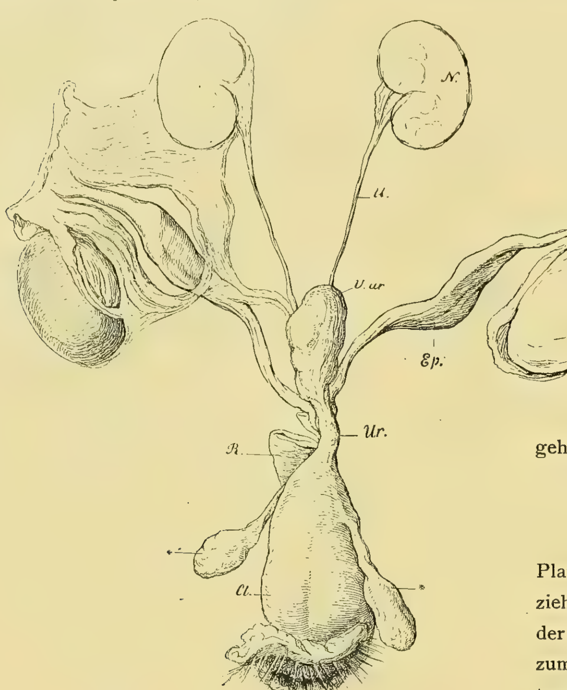


Fig. 27. Urogenitalapparat von *Phalangista vulpecula* (?) BURNETT. ($^4/_5$ der natürlichen Grösse.) Von der ventralen Seite. *Ep.* Nebenhoden, * COWPER'sche Drüsen.

Die Crura corporis cavernosi erscheinen bei *Phalangista*, wie bei allen Marsupialen, doppelt und mit dem Becken nicht verwachsen (*Phascogale flavipes* WATERHOUSE macht darin eine Ausnahme). [Textfig. 25 *Cr. pen.*, *M. bulb. cav.*]

Glandulae Cowperi sind für beide Arten von *Phalangista* nur zu einem Paare vorhanden.

Der mir zur Verfügung stehende Urogenitalapparat von *Phalangista vulpecula* (?) BURNETT gehörte einem völlig geschlechtsreifen Thiere an[1]).

Hoden und Nebenhoden.

Der Hoden ist durch eine breite seröse Platte, welche dorsal über den Nebenhoden hinweg zieht, mit diesem und mit dem convexen Rande der Niere verbunden; ein schmaler Streifen zieht zum Vertex der Harnblase (Textfig. 27). Im anatomischen Aufbau konnte ich Abweichungen von der Hodenstructur anderer Säuger nicht feststellen. Die Spermatogenese war in vollem Gange.

Der Nebenhoden besitzt dieselbe langgestreckte Form wie bei den Monotremen; seine Verbindung mit dem Hoden ist durch eine nur schmale Gewebsbrücke hergestellt, der Samenleiter geht ohne bemerkbaren Absatz aus ihm hervor (Textfig. 27). In der äusseren bindegewebigen Hülle finden sich neben grossen Lymphspalten in unregelmässiger Anordnung Züge von glatten Muskelfasern, welche sich in das Innere des Organs fortsetzen und die einzelnen Schläuche des Nebenhodens mit einer kräftigen circulären Umscheidung versehen.

Eine Querschnittserie ergiebt in den Lichtungen der Kanäle ganze Ballen reifer Spermatozoen; die Nebenhodenkanälchen sind ausgekleidet mit einem mehrschichtigem Cylinderepithel, welches auf einer zarten Basalmembran steht, und dessen oberste Zellschicht sehr regelmässige Fortsätze trägt. Der ovale Kern der hohen, schmalen Zellen liegt im unteren Drittheil derselben, das Protoplasma lässt eine gleichmässige,

1) Das Präparat war nicht näher bestimmt; im Burnettdistrict kommen 7 Arten von *Phalangista* vor. *Ph. vulpecula* ist nach RÖMER die zuletzt (1879) gefundene.

leichte Körnung und lebhafte secretorische Bethätigung erkennen. Büschelzellen vermochte ich nicht aufzufinden, dagegen sehr feine Cilien, die nicht Secretfäden sind (in der Zeichnung etwas schematisirt). [Taf. XXIV, Fig. 6 und 8.]

Nach der vorn wiedergegebenen Zeichnung CUNNINGHAM's ist der Nebenhoden von *Cuscus* (*Phalangista maculata*) im Vergleich zur Hodenlänge kürzer und gleicht im äusseren Aussehen mehr dem höherer Säuger. Es scheint sich aber, wie ich gleich des Weiteren ausführen werde, um ein unentwickeltes, nicht geschlechtsreifes Thier zu handeln (s. Textfig. 25). Untersuchungen über den inneren Bau liegen nicht vor.

Ich hatte nämlich noch Gelegenheit, Hoden und Nebenhoden einer völlig geschlechtsreifen, nicht näher bestimmten *Phalangista* in situ, d. h. innerhalb des uneröffneten Hodensackes zu untersuchen. Nach Spaltung desselben in der Mittellinie ergab sich das folgende Bild (Textfig. 28). Während der links gelegene Hode die gewöhnliche Form zeigt, lässt der rechte (Textfig. 28 *T. d.*) eine Einschnürung erkennen, die ihn gewissermaassen halbirt. Der distale Abschnitt erscheint dunkler; an ihn setzen sich bei beiden Hoden, von

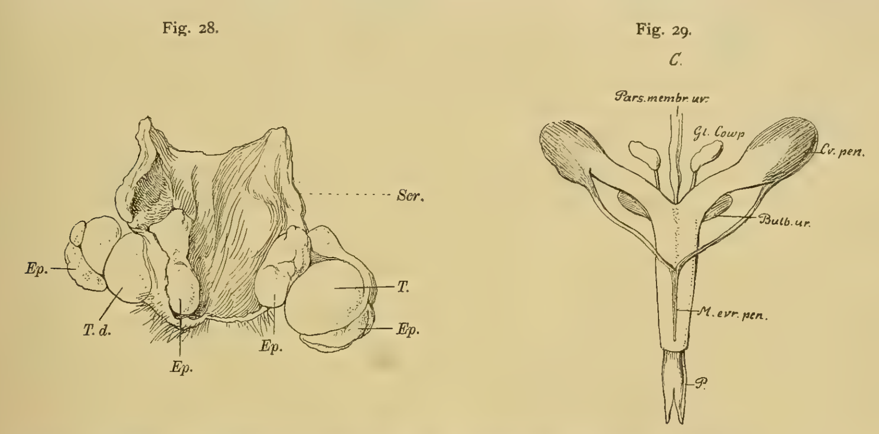


Fig. 28. *Phalangista.* Eröffneter Scrotalsack mit Hoden, Nebenhoden; *T. d.* rechter Testikel.

Fig. 29. Harn- und Geschlechtsorgane von *Cuscus (Phalangista maculata).* Untere Ansicht. *M. evr. pen.* M. erector penis. Nach CUNNINGHAM.

diesen und unter einander durch flache Einschnürungen getrennt, noch zwei ähnliche Körper von dunkler Farbe an (Textfig. 28 *Ep.*). Die Untersuchung ergiebt, dass sie dem Nebenhoden angehören, welcher hier also von derselben dickwulstigen, aufgeknäuelten Beschaffenheit ist wie bei *Ornithorhynchus.* Stellenweise war er mit der Scrotalhaut verwachsen. Ein gemeinsamer Durchschnitt durch sämmtliche Gebilde lässt erkennen, dass die für das unbewaffnete Auge erkennbare dunklere Färbung schon im eigentlichen Hodenparenchym im distalen Ende des Hodens beginnt und sich auf den Nebenhoden fortsetzt. Im Hoden wird sie hervorgerufen durch massenhafte Ansammlung von Zwischenhodenzellcn, die hier in ganzen Gruppen im intertubulären Bindegewebe sich finden. Sie zeigen den bekannten Charakter.

Glandula bulbo-urethralis (Cowperi); Ausführungsgang derselben.

Bei fast allen Marsupialen kommen mehr als ein Paar COWPER'sche Drüsen als Regel vor; *Phalangista* macht darin nach CUNNINGHAM's und meiner eigenen Beobachtung eine Ausnahme: es ist das einzige Beutelthier, bei welchem ein zweites Paar nicht vorkommt (Textfig. 25 und 27 *). Irrthümer hinsichtlich

der Zahl werden leicht hervorgerufen dadurch, dass die meist doppelt vorhandenen Crura penis und der M. bulbo-cavernosus für Drüsen gehalten wurden. Die verschiedenen Angaben über die Drüsenzahl bei *Didelphys* dürfte nach OUDEMANS hierin ihren Grund haben (Textfig. 29).

Nach meiner Kenntniss der Literatur scheint die COWPER'sche Drüse hinsichtlich ihres feineren Baues eine Untersuchung bisher nicht erfahren zu haben. Die beim ausgewachsenen Thier etwa mandelkerngrosse Drüse hängt an ihrem langen Ausführungsgange, wie an einem Stiel (Textfig. 27 * und Textfig. 29). Sie fühlt sich derb und hart an, die Oberfläche ist leicht höckerig. Querschnitte ergeben, dass unter der äusseren, aus lockerem, reichlich mit Lymph- und Blutgefässen durchsetztem Bindegewebe bestehenden Hülle sich eine dicke Schicht gestreifter Muskeln findet, welche das Organ jedoch, wie bei den Monotremen, nur von einer Seite her umgreift. Hierunter aber findet sich noch ein dünner Mantel aus ungestreiften Fasern, welcher die gesammte Oberfläche der Drüse als zarte Hülle umgiebt. Von dieser aus dringen breite Streifen zwischen das eigentliche Drüsengewebe hinein und zerlegen solcher Gestalt die Gesammtdrüse in kleine Läppchen und Felder, deren Grenzen jedoch auf der Oberfläche nicht sichtbar werden (Taf. XXVIII, Fig. 14).

Von den aus der glatten Musculatur in das Drüsengewebe vorspringenden Balken, welche auf diese Weise das gröbere Gerüst der Drüse bilden, zweigen sich zarte, bindegewebige Fortsätze ab, welche ein zierliches Netz bilden, in dessen Lücken je ein oder mehrere Querschnitte von Drüsenschläuchen gelegen sind (Taf. XXVIII, Fig. 14 und 15).

Die mässig hohen Cylinderzellen des Drüsenepithels zeigen den kleinen, oft halbmondförmigen Kern mit der platten Seite (senkrecht zur Zellaxe) ganz am Boden der Zelle liegend. Das helle Protoplasma ist leicht gekörnt und lässt secretorische Veränderungen erkennen. Das Epithel zeigt damit ein ähnliches Verhalten, wie es für die COWPER'sche Drüse mancher höher stehenden Säuger charakteristisch ist (Rodentia u. a.).

Auf dem Querschnitt der Drüse sind eine grössere Anzahl von Ausführungsgängen sichtbar, ausgekleidet mit einer einfachen Schicht hoher Cylinderzellen, welche nur durch ihre grösseren Dimensionen sich von denen des Drüsenepithels unterscheiden und an der Secretbildung theilnehmen. Diese Gänge vereinigen sich zu einem gemeinsamen, sternförmig verzogenen centralen Hohlraume, der, wie die Serie ergiebt, sich trichterartig in den eigentlichen Ausführungsgang fortsetzt (Taf. XXVIII, Fig. 15).

Der lange Ausführungsgang der COWPER'schen Drüse eröffnet sich, wie überall bei den Marsupialen, in den Anfangstheil der Pars bulbosa urethrae; er ist einfach und durchbricht die Muskelwand der Penisscheide an ihrer Basis. Seine Wand besteht aus einer Schicht circulär angeordneter, kernhaltiger bindegewebiger Fasern, welche in Verbindung stehen mit dem intramusculären Bindegewebe der Kloakenwand. Das auskleidende Epithel ist einschichtig und besteht aus hohen Cylinderzellen mit ovalen Kernen, welche im unteren Drittheil des Zellleibes ihre Lage haben (Taf. XXV, Fig. 5 und 7).

Das Epithel lässt secretorische Veränderungen erkennen; im Lumen des Ganges findet sich eine feinkörnige, amorphe Masse in grösseren Ballen.

Dass COWPER'sche Drüsen auch bei der weiblichen *Phalangista* vorkommen, darüber giebt MARTIN eine Andeutung; bei dem von ihm untersuchten Thier mündeten oberhalb der kleinen Clitoris zwei Oeffnungen, welche er als die Ausführungsgänge der COWPER'schen Drüsen ansieht.

Penis, Samenurethra.

Bei unversehrter Kloake ist von der männlichen Ruthe nichts zu sehen (Textfig. 27); wenn man aber die ventrale Kloakenwand durch einen Längsschnitt eröffnet, so erscheint der Penis zurückgezogen in eine Tasche, welche durch eine Duplicatur der ventralen Kloakenwand gebildet wird (Textfig. 30).

Die Wand der so gebildeten Penistasche baut sich auf aus zwei Schichten glatter Musculatur, deren innere circuläre am stärksten entwickelt ist und zugleich den Sphincter cloacae abgiebt.

Der Penis ist also, wie bei den Monotremen, ausstülpbar; an dem gehärteten Material war es nicht möglich, die hierher gehörige besondere Muskeleinrichtung zu studiren, doch zeichnet CUNNINGHAM einen M. „errector" penis (Textfig. 29), welcher wohl einen Retractor darstellt.

Der innere Bau der männlichen Ruthe wurde an einer Querschnittserie untersucht. Für die äussere Betrachtung lässt die Glans in der Mitte eine flache Furche erkennen, welche sie halbirt; auf der Oberfläche jeder Hälfte erscheinen 2, gleichfalls durch eine furchenartige Vertiefung getrennte helle, kreisförmige Felder, mit der Andeutung einer centralen Grube. Jede Glans ist über die ganze Oberfläche mit kleinen Papillen bedeckt, die sich auch auf den vorderen Theil des Ruthenschaftes fortsetzen. Die Gesammtanordnung weist bezüglich des äusseren Verhaltens eine grosse Aehnlichkeit mit *Echidna* auf, doch konnte ich wegen starker Schrumpfung des Organes Näheres nicht feststellen.



Fig. 30. Penis von *Phalangista vulpecula (?)*, aus der aufgeschlitzten Penistasche hervorgehend. (Die Abbildung ist der grösseren Uebersichtlichkeit wegen auf den Kopf gestellt.)

Die mikroskopische Untersuchung ergab für die meisten der in den Gruben der Glans vorhandenen Papillen einen centralen Kanal, in die sich die stark entwickelte Epidermis der Oberfläche einstülpt. Die Papillen sind aufgebaut aus zartem, kernhaltigem Bindegewebe, welches mit dem des cavernösen Gewebes in unmittelbarer Verbindung steht. Das letztere besteht dicht unter der Oberfläche der Glans aus einem unregelmässigen Geflecht von Balken und Zügen glatter Musculatur, welche nur eine spärliche Beimengung von Bindegewebs- und elastischen Fasern erkennen lässt. In den oft sternförmigen Lücken und Spalten finden sich Anhäufungen von Blutkörperchen. Mehr oralwärts tritt dann das Bindegewebe in grösserer Verbreitung auf, und in ihm erscheinen jene eigenthümlichen Schläuche von glatter Musculatur, wie ich sie für *Echidna* beschrieben habe und wie sie auch in regelmässiger Anordnung im Schaft des Penis bei *Phalangista* vorkommen (Textfig. 31).



Fig. 31. Theil eines Querschnittes des Glans von *Phalangista*. *A* Venenquerschnitte mit gleichmässiger Musculatur, *B* Venenquerschnitte mit ungleich entwickelter Musculatur. Die Längsmuskeln bilden weit in die Lichtung vorspringende Wülste, *C* Längsschnitt einer Vene mit stark entwickelter Längsmusculatnr. Hämatoxyln-Eosin. Canadabalsameinschluss. Vergrösserung 1 : 80.

Querschnitte durch den letzteren ergaben zunächst das Vorhandensein eines mächtig entwickelten M. retractor, welchen das Dorsum penis in ganzer Länge bedeckt. Der eigentliche Ruthenschaft wird gebildet durch einen centralen Bindegewebskern, welcher gruppenweise durchbrochen wird von Lücken und Spalten, die mit einer kräftigen Schicht circulär angeordneter glatter Muskelfasern umgeben sind. Es handelt sich um ein central gelegenes paariges Corpus cavernosum, welches in einer schwach angedeuteten

Rinne, unmittelbar unter dem M. retractor die Art. dorsalis penis trägt; diese fällt auf durch eine ungewöhnliche Stärke der Wand, welch' letztere fast ausschliesslich aus glatter Musculatur besteht.

Von dem Bindegewebe des centralen Corpus cavernosum aus gehen mehr minder breite Züge zur Peripherie und treten mit der äusseren Hülle des Penis in Verbindung; so entsteht ein grobmaschiges Netzwerk, in dessen Lücken jene, bei *Echidna* ausführlicher beschriebenen, Schläuche gelagert sind. Diese bilden also um das central belegene Corpus cavernosum eine periphere Hülle, welche ventral auch noch die Samenurethra umschliesst (Textfig. 31).

Beiderseits vom Corpus spongiosum, etwas ventral von ihm liegen 2 mächtige Felder mit Ganglienhaufen durchsetzter grauer Faserbündel; kleinere Bündel finden sich auch zerstreut zwischen den peripheren Schlauchgruppen.

Die Samenurethra verläuft ganz ventral — sie ist, wie der gesammte Penis, gebaut wie bei den Monotremen.

Urethra.

Eine Krümmung der Harnröhre, wie sie für eine Anzahl Beutelthiere charakteristisch ist und nach Oudemans in ihrer Entwickelung abhängig vom Lebensalter der Thiere, kommt bei *Phalangista vulpecula* (?) nicht vor. Auch Cunningham (Textfig. 25) hat eine solche bei *Ph. maculata* nicht beobachtet, und ich konnte an einem völlig ausgewachsenen Exemplar weder diese, noch eine nennenswerthe Anschwellung an der Harnröhre entdecken.

Die äussere Umhüllung besteht aus einer breiten Schicht lockeren Bindegewebes, welches neben grossen Lymphspalten besonders in der Nähe des caudalen Blasenpoles reich ist an Bündeln markloser Fasern und Haufen von Ganglienzellen. Sie finden sich auch zahlreich im intermusculären Bindegewebe. Im Uebrigen baut sich die Wand der Harnröhre auf aus unregelmässig angeordneten Bündeln glatter Muskelfasern, von denen eine mehr circulär verlaufende Schicht nach aussen, eine schwächere, längsangeordnete nach innen gelegen ist.

Wie ich für die Monotremen feststellte, so vermochte Oudemans auch bei den Marsupialen quergestreifte Muskeln in der Wand der Harnröhre nicht aufzufinden; nur bei *Peramelcs* fand er einen solchen Ring um denjenigen Theil der Pars membranacea, welcher frei ist von Drüsen. Dieser wäre als wirklicher M. urethralis zu bezeichnen, während man den übrigen Marsupialen wie den Monotremen einen solchen absprechen müsste.

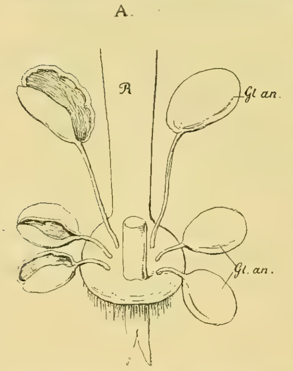


Fig. 32. Analdrüsen von *Cuscus (Phalangista maculata)*. Die Drüsen einer Seite gespalten. (Nach Cunningham.)

Die Schleimhaut der Harnröhre ist, wie bei den Kloakentieren erfüllt von schlauchförmigen, verästelten Drüsen, die oft Gruppen bilden und zwischen welche ein faseriges, kernhaltiges Bindegewebe von der Wand her eindringt. Sie erhebt sich an manchen Stellen zu Falten und feinen Zotten und ist mit einem mehrschichtigem Cylinderepithel bekleidet, dessen zierliche Zellen den länglichen Kern in der Mitte des Zellleibes tragen. Eine Tunica propria ist nicht vorhanden.

Das Drüsenepithel wird dargestellt durch eine Schicht hoher, rechtwinklig begrenzter Cylinderzellen deren Protoplasma eine dunkle Körnung aufweist und deren ovale, reducirte Kerne quergestellt am Boden der Zelle liegen. Das Protoplasma weist starke secretorische Verbindungen auf, das producirte Secret hängt mit ihm unmittelbar zusammen, auch finden sich grössere Mengen derselben im Lumen der Drüsenschläuche; es ist

von atlasglänzender, fettartiger Beschaffenheit. Eine Tunica propria fehlt (Taf. XXVIII, Fig. 21, 22 und 23).

Glandulae anales.

An dem mir zur Untersuchung überlassenen Materiale konnte ich von Afterdrüsen nichts nachweisen; doch beschrieb schon MARTIN im Jahre 1836 diese Gebilde bei einer weiblichen *Phalangista vulpina.* Er fand um die Kloakenöffnung herum 4 grosse, mit einer crêmeartigen, stinkenden Masse erfüllte Drüsen. Die beiden Drüsen jeder Seite standen durch einen feinen, nur haarstarken Gang mit einander in Verbindung.

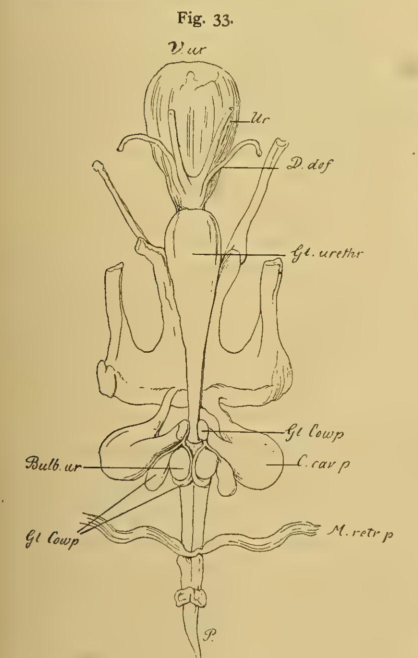
CUNNINGHAM zeichnet für die männliche *Phalangista maculata* drei Paare von Analblasen, von denen 2 in unmittelbarer Umgebung des Afters sich finden, ein drittes Paar dagegen mehr oralwärts, seitlich vom Rectum belegen ist. Das letztere steht durch lange, die übrigen durch kurze, feine Gänge mit der Körperoberfläche in Verbindung. Sie münden einzeln in der Umgebung des Afters (Textfig. 32).

Es handelt sich, wie die Zeichnung ergiebt, um blasige Gebilde; eine Beschreibung des feineren Baues ist nicht beigegeben.

Hypsiprymnus (*rufescens* WATERH.)

Ueber die australische Känguruhratte finden sich in der Literatur bezüglich des Geschlechtsapparates überaus spärliche Angaben; OWEN hat wohl als erster darüber Näheres erbracht. Er erwähnte die längliche, nicht gekrümmte Gestalt der Harnröhe und spricht diesem Thiere 3 Paare von COWPER'schen Drüsen zu, im Gegensatz zu CUVIER, welcher ihm nur 2 Paare zugesteht. A. YOUNG findet sie beim Koala (*Phascolarctus cinereus*) ganz so angeordnet, wie sie von OWEN für *Hypsiprymnus* beschrieben und gezeichnet wurden.

Fig. 33.



Aus dem mir gewordenen Material sind leider keine Schlüsse für diese Verhältnisse zu ziehen; ich gebe daher hier die Abbildung OWEN's für *Hypsiprymnus*, um eine Uebersicht zu gewinnen, zumal sie die einzige mir bekannt gewordene ist. Hiernach enden die Samenleiter im Anfangstheile der Urethra, seitlich von der Furche des colliculus seminalis.

Fig. 34.

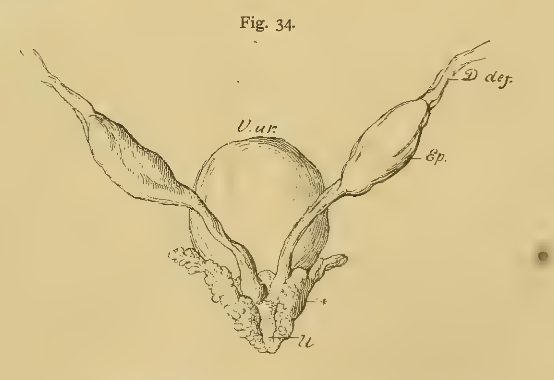


Fig. 33. Urogenitalorgane von *Hypsiprymnus* (OWEN).
Fig. 34. *Hypsiprymnus rufescens* WATERH. (Nat. Grösse.) *Ep.* Epididymis, * Plexus vesicalis.

Die 3 Paare von COWPER'schen Drüsen münden in den bulbösen Theil der Harnröhre. Das am meisten proximal gelegene Paar besitzt nicht halb die Grösse der zwei anderen beim Känguruh, aber es ist relativ breiter beim Koala und anderen Marsupialen.

Die beiden caudalen Drüsenpaare sind belegen, eine an jeder Seite des lateralen Abschnittes vom Bulbus urethrae. Jede ist in eine Muskelkapsel eingeschlossen. Die feinen langen Gänge der caudalen Drüsen vereinigen sich mit denen der kleineren oralen. — Der Penis besteht aus einer cavernösen und einer spongiösen Partie (Textfig. 33). —

Das Rudiment der männlichen Urogenitalorgane, welches mir zur Verfügung stand, gehört einem jugendlichen Thiere an und ist in Textfig. 34 wiedergegeben. Es besteht aus der Harnblase, den von den Hoden abgetrennten Samenleitern und einem Stückchen vom Anfangstheil der Harnröhre.

Der caudale Pol der Blase ist dicht umlagert von einer bindegewebigen Masse (Textfig. 34 *), welche ganz das Aussehen einer *Glandula vesicularis* darbietet. Es handelt sich aber, wie eine Querschnittserie ergiebt, keineswegs um Drüsen, sondern nur um ein mächtiges, von weiten Venen durchzogenes Bindegewebslager, welches auch starke Bündel mit Ganglienhaufen durchsetzter markloser Fasern enthält und die distalen Enden von Harn- und Samenleitern in sich einschliesst.

Nebenhoden.

Die Art der Verbindung mit dem Hoden ist nicht mehr erweislich; der Nebenhoden erscheint als spindelförmige Anschwellung im Verlaufe des Samenleiters, und scheint in dieser Beziehung von den bei den Monotremen und übrigen Beutelthieren herrschenden Verhältnissen etwas abzuweichen (Textfig. 34).

Querschnitte ergeben, dass die Hauptmasse der Wand aus lockerem, kernhaltigem Bindegewebe besteht, welches stellenweise eine adenoide Form annimmt und reich ist an Venen. Glatte Muskelfasern habe ich nicht nachzuweisen vermocht.

Die Nebenhodenkanälchen sind bekleidet mit einer Schicht mässig hoher Cylinderzellen, deren Leib von dem grossen, ovalen Kern fast ausgefüllt wird. Durch Wachsthumsdruck nehmen die letzteren oft eine Stäbchenform an. Das feingekörnte Protoplasma liess Secretionserscheinungen wahrnehmen, Secretfortsätze oder Cilien konnte ich an den Zellen nicht nachweisen.

Das Epithel steht auf einer feiner Basalmembran (Taf. XXVI, Fig. 10 und 14).

Ductus deferens.

Die Muscularis der Wand ist im distalen Abschnitt des Samenleiters ausserordentlich stark entwickelt und überwiegend aus circulär angeordneten Bündeln aufgebaut; die zu kleinen Falten und Zotten sich erhebende Schleimhant mit einem mehrschichtigen Cylinderepithel bekleidet, welches auf einer kernhaltigen Tunica propria steht.

Glandulae urethrales.

Man darf voraussetzen, und es ist durch die Abbildung OWEN's (Textfig. 33) gewährleistet, dass sie, wie bei anderen Beutelthieren, vorhanden sind; gleichwohl konnte ich sie an einer Querschnittserie durch den caudalen Blasenpol und das daran befindliche Stück Harnröhre bei meinem Material nicht nachweisen. Möglicherweise waren sie bei dem jugendlichen, geschlechtsunreifen Thiere noch nicht zur Entwickelung gelangt.

Literatur.

St. Ange, M., De l'appareil reproducteur des animaux vertébrés. Mém. de l'Institute imp. de France, T. XVI, 1856.

Bachmann, Ueber die Fortpflanzung von *Didelphys virginiana.* (Uebers. in Wiegmann's Archiv, Bd. I, 1851.)

Bennett, E. T., Some Account of *Macropus Parryi*, a hitherto undescribed Species of Kangoroo from New South Wales. Zool. Soc. Transact., Vol. I, 1835.

— Notes on the natural History and Habits on the *Ornithorhynchus paradoxus.* Zool. Soc. Trans., Vol. I, fol. 229.

Blainville, de, *Ornithorhynchus paradoxus.* Bull. de la Soc. phil., T. IX, p. 138. (Uebersetzt von Meckel.)

Brass, A., Beiträge zur Kenntniss des weiblichen Urogenitalsystems der Marsupialen, Leipzig 1880.

Broek, v. der, Ueber Rectaldrüsen weiblicher Beutelthiere, Amsterdam 1903.

Carus, V, Lehrbuch der vergleichender Zootomie.

Cowper, W., A letter to Dr. E. Tyson, giving an account of the anatomy of those parts of a Male Opossum that differ from the Female. Philos. Trans., Vol. XXIV, p. 1576—1590.

Cunningham, D. J., Reports of the Challenger. Zoology, Vol. V (Marsupialia), 1882.

Cuvier, Ueber *Echidna.* Tableau élémentaire de l'histoire naturelle, 1797.

— Leçons d'anatomie comparée, Paris 1805, T. V.

Daubenton in Buffon's Histoire naturelle, T. X.

Disselhorst, R. Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere, Wiesbaden 1897.

— Der Harnleiter der Wirbelthiere. Anat. Hefte v. Meckel u. Bonnet, 1894.

Duvernoy, G. L., Fragment d'anatomie comparée sur les organs de la génération de l'Ornithorhynque et de l'Echidné. Mém. de la Soc. d'Hist. nat. de Strasbourg, T. I, 1830, Livr. 2, p. 1—8.

Eggeling, H., Die Dammmusculatur der Beutelthiere. Dissert., Heidelberg 1895.

Garrod, Proc. of the zool. Society of London 1875.

Geoffroy St. Hilaire, Monotremen. Bull. de la Soc. phil., T. CXI, p. 225.

— Annal. des Sciences natur., T. IX.

— Bull. de la Soc. phil., T. VIII, p. 95.

— Annal. des Sciences nat., T. XVIII, p. 164.

— Journal complément. du Dictionnaire de Sciences médicales, T. CXI, 1819, p. 193.

— „Si les animaux à bourse naissent aux tétines de leur mère?" Anat. philos., T. XI, p. 354.

— Système sexuel des animaux à bourse. Mém. du Mus., T. IX, 1822.

— Artikel „Marsupiaux". Diction. des Sciences nat., T. XXIX, 1823.

— Sur les appareils sexuels et urinaires de l'Ornithorhynque. Mém. du Mus. d'Hist. nat., T. XV, 1827.

Hill, Jas. P., Contributions to the morphologie and development of the femal urogenital organs in the Marsupialia. Proc. of the Linnaea soc. of New South Wales, XXIV, 1899.

— Ibidem 1900.

Hoeven, van der, Ueber Monotremen. Nova Acta physico-medica; Acad. nat. Cur., T. II, Part. II, p. 368.

Home, Everard, Marsupialia. Phil. Transact., Vol. I, XXXV (1795). Lectures of compar. Anatomy, 111.

— Description of the Anatomy of the *Ornithorhynchus* (*Echidna*) *Hystrix.* Phil. Transact., Jahrg. 1802, Part. I, fol. 348.

— A Description of the Anatomy of *Ornithorhynchus paradoxus.* Ebenda, 1801, p. 67.

Hunter, Zoological Appendix to White's New South Wales.

Knox, W., The description of the male organs of the *Ornithorhynchus.* (Froriep's Notizen, Bd. VIII, No. 5, 1824.) Wennerian Transactions, Vol. V.

Lamarck, Ueber Monotremen. Philosophie anatomique, Vol. VIII, T. I, p. 145, 342.

Leydig, Fr., Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. II, 1850.

Martin, W., *Phascolarctus fuscus.* Proc. Zool. Soc., 1836, p. 112.

Martin and Jones, *Didelphys azarae.* Proc. Zool. Soc., 1834.

Mayer, C., Zur Anatomie von *Ornithorhynchus* und *Tachyglossus.* Wiegmann's Archiv, 1849.

— Zur Anatomie der *Sarcophilus ursinus* (*Dasyurus*). Zeitung für zoolog. Zootomie, Bd. I, No. 23, 1849.

Meckel, Fr., Ornithorhynchi paradoxi Anatome. Froriep's Notizen, Bd. VI, 1824. (Auch in Lawrence's Translation of Blumenbach's comparat. Anatomy.)

Michel, Myddelton, Ueber die Zeugung und Entwickelung des Opossums. Proc. Am. Assoc. Adv. Sc. 3. Meet. Charleston 1850.

MIVART, G., Points in the anatomy of *Echidna hystrix*.

NUSBAUM, JOS., Nouvelles observations sur la vie et l'anatomie des Monotrèmes (*Ornithorhynchus* et *Echidna*). Wozechświat, Warschau, T. XX, 1901.

OUDEMANS, J. TH., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere, Harlem 1892.

OKEN, Ueber Monotremen. Zoologie, Bd. XI, p. 957.

OWEN, R., On the anatomy of *Macropus major*. Zool. Soc. Proc., Vol. I, p. 159—161.

— Observations sur les jeunes de l'Ornithorhynche. Ann. Sc. nat., T. II, Zool., 1834, p. 305.

— On the generation of the marsupial animals. Phil. Transact. 1834. (FRORIEP's Notizen, Bd. XLI, 1834.)

— On the young of the *Ornithorhynchus paradoxus*. Zool. Soc. Proc., Vol. II, 1834; Zool. Transact., Vol. I, 1835; Ann. Sc. nat., Vol. III, 1835.

— On the anatomy of *Macropus Parryi*. Zool. Soc. Proc., Vol. II, 1834.

— Notes of the anatomy of the Wombat. Zool. Soc. Proc., Vol. IV, 1836.

— On Marsupiata. Brit. Assoc. Rep., 1838, Part 2, p. 105.

— Remarks on the physiology of the Marsupialia. Mag. Nat. Hist., Vol. II, 1838.

— Outlines of a classification of the Marsupialia. Zool. Soc. Proc., Vol. VII, 1839; Zool. Transact., Vol. II, 1842.

— Account of a *Thylacinus*-Opossum. Brit. Assoc. Rep., 1841.

— Ueber die Fortpflanzung von *Ornithorhynchus*. FRORIEP's Notizen, Bd. XVIII, 1841.

— On the rudimentary marsupial bones in the *Thylacinus*. Zool. Soc. Proc., Vol. XI, 1843.

— Report on the extinct mammals of Australia. Brit. Assoc. Rep., 1844.

— Observations of the living *Echidna*. Zool. Soc. Proc., Vol. XIII, 1845. (FRORIEP's Notizen, Bd. XXXVII, 1846.)

— On the existence of two species of Wombat (*Phascolomys*). Zool. Soc. Proc., Vol. XIII, 1845.

— Remarks on the Observations sur l'Ornithorhynque. Ann. Nat. Hist., Vol. II, 1848. (FRORIEP's Notizen, Bd. IX.)

— Notes of the Anatomy of the Tree Kangaros (*Dendrolagus inustus*). Ebenda, Vol. XX, 1852.

— Notes of the Anatomy of the greath Anteater (*Myrmecophaga jubata*). Ebenda, Bd. XXII, 1854; Vol. XXV, 1857; Zool. Trans., 1862.

— Notes of *Ornithorhynchus paradoxus*. Zool. Soc. Proc., 1877.

— On *Hypsiprymnodon* RAMSAY pp. (Pleopodidae, Marsupialia). Linn. Soc. Trans., Vol. I, 1879.

— Ueber die Zeugung der Beutelthiere und den Zustand des trächtigen Uterus beim Känguruh. FRORIEP's Notizen, Bd. XLI, 1834 (übersetzt aus Phil. Transact., 1834).

— in TODD's Cyclopaedy of Anatomy and Physiology, Vol. III, 1839—1846.

— Bemerkungen über die Anatomie von *Dendrolagus inustus* GOULD. Zool. Soc. Proc., 1852; Ann. of Nat. Hist., Vol. XVI, Ser. 2.

POEHLMANN, Ueber die weiblichen Generationsorgane von *Macropus Benetti*. Bullet. de l'Acad. de Bruxelles, T. XVIII, 1, 1851.

RAPP, Die Edentaten, Tübingen 1852, 2. Auflage.

RÖMER, F., Monotrema und Marsupialia. Zoolog. Forschungsreisen in Australien, Bd. V, 1894.

SACK, A., Ueber die Verbindung der Crura penis mit dem Becken bei Beutelthieren. Zool. Anz., Bd. IX, 1886, p. 164.

SEMON, R., Beobachtungen über Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Zoolog. Forschungsreisen in Australien, Bd. II, Lief. I.

SHAW, *Myrmecophaga aculeata* (*Echidna hystrix*). Naturalist's Miscell., Vol. III, 1793.

— *Platinus anatinus* (*Ornithorhynchus par.*). Ibidem, 1799.

SPOOF, A. R., Beiträge zur Embryologie und vergleichenden Anatomie der Kloake und der Urogenitalorgane bei den höheren Wirbelthieren, Helsingfors 1883.

VLACOVIĆ, P., Dell' apparechio sessuale deimonotremi. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Bd. IX, 1852.

VROLIK, Anatomische Bemerkungen über *Dasyurus* (*Sarcophilus ursinus*). Tijdschr. voor de wis- en natuurk. Wetensch., D. IV, Amsterd. 1851.

WATERHOUSE, G. R., Description of a new Genus of Mammiferous Animals from Australia, belonging probably to the Order Marsupialia. Zool. Transact., Vol. II, 1841.

WIEDERSHEIM, Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, 1893.

YOUNG, H., *Phascolarctus cinereus* (GRAY). Journ. of Anat. and Physiology, Vol. XIII, p. 309.

Druckfehlerberichtigung.

In Figur 1 A, Seite 123 zeigt der links stehende * * den Zugang in die Harnblase, der rechts stehende * * die Ausmündung des r. Samenleiters an.

In der Texterklärung der Figur 1 B, Seite 123 lies statt *Echidna hystrix* „Enterich“, statt Samenurethra „Samenleiter“.

In der Texterklärung der Figur 2, Seite 124 lies statt GÄRTNER'sche Gänge „MÜLLER'sche Gänge“.

Auf Seite 131, Zeile 24 hinter „Textfigur 1 B“ ist einzuschieben „beim Enterich“.

Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica.

Von

Franz Keibel.

Mit Tafel XXXI—XXXV und 71 Figuren im Text.

Die Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates der Monotremen ist bis jetzt unbekannt. Die *Echidna*-Embryonen, welche R. Semon auf seiner Forschungsreise in Australien gesammelt hat, bringen für dieses Gebiet das erste Licht. Ich kann auf Grund der an ihnen angestellten Untersuchungen natürlich nicht die ganze Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates erschöpfend darlegen, — harren doch bei Thieren, deren Embryonen leicht in verhältnissmässig grosser Zahl zu beschaffen sind, noch so manche wichtige Fragen ihrer Entscheidung — ich bin dankbar, dass es möglich ist, die Grundzüge der Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates der Monotremen zu verfolgen und dabei eine Reihe wichtiger Thatsachen festzustellen.

Bei der Durcharbeitung des Materials leistete auch hier wieder die Plattenmodellirmethode sehr wichtige Dienste. Ueber einzelne meiner Befunde berichtete ich bereits ganz kurz auf der Association des Anatomistes[1]) zu Montpellier 1902 und auf der Anatomenversammlung zu Heidelberg 1903, ferner im Anatomischen Anzeiger[2]). Den Herren Semon und Fürbringer, welche mir die Bearbeitung des kostbaren Materials anvertrauten, sage ich auch an dieser Stelle meinen Dank.

Material.

Als Material lag der Untersuchung zu Grunde:

1) Eine Reihe von Serien, welche ich geschnitten erhielt. Es sind die Serien der bei Semon abgebildeten Embryonen 40—47; ferner, mit 43a, 45a bezeichnet, Serien durch Embryonen, welche den als Fig. 43 und 45 abgebildeten etwa entsprechen.

2) An noch ungeschnittenem Material:

a) Ein Stück von einem Embryo, bezeichnet: „No. 1, jünger als Stadium 40 (ganz zerbrochen)". Die Serie ergab, dass das Bruchstück einem Embryo etwa von der Entwickelung von 41 entsprach; es liess sich das nach der wohl erhaltenen rechten Extremität und dem Zustande der Urniere beurtheilen. Verwerthen liess sich die Serie weiter nicht.

b) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 3 zwischen 45 und 46 (ohne Kopf)". Bei diesem Präparat muss ein Missverständniss in der Bezeichnung vorliegen, da es sich um ein wohl eben ausgeschlüpftes Beuteljunges handelt, das in seiner Entwickelung zwischen 46 und 47 steht. Das Beuteljunge ergab eine gute Serie.

c) Beuteljunges, bezeichnet: „No. 8, wie 47; ergab keine gute Serie".

Dann wurden verwendet eine Reihe von Beuteljungen, die nicht mehr ganz, sondern von denen nur einzelne Theile, zum Theil nur die Keimdrüsen in Serien zerlegt wurden, nämlich:

1) Comptes rendus de l'Association des Anatomistes à Montpellier 1902.
2) F. Keibel, Zur Anatomie des Urogenitalkanales der *Echidna aculeata* var. *typica*. Anat. Anz., Bd. XXII, 1902.

d) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 11, wie 48 (ohne Kopf)“.

e) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 12, wie 49 (ohne Kopf)“.

f) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 13, älter als 49 (ohne Kopf)“.

g) Ein Präparat ohne Bezeichnung, von mir bezeichnet mit „A“; es ist ein Beuteljunges, das so weit entwickelt ist, wie das von SEMON in Fig. 50 abgebildete, vielleicht ein wenig weiter.

h) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 14, zwischen 50 und 51“.

i) Ein Präparat ohne Bezeichnung, von mir bezeichnet als „B“; es ist ein Beuteljunges, nahe dem von SEMON als Fig. 51 abgebildeten.

k) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 15, wie 51“, entspricht ebenfalls dem Fig. 51 abgebildeten Beuteljungen.

l) Ein Präparat, bezeichnet: „No. 16, wie 51 (ohne Kopf)“.

m) Ein Präparat, bezeichnet „c“, von mir bezeichnet „B_1“, ein Beuteljunges, genau so weit wie der in Fig. 51 abgebildete Embryo.

n) Ein Präparat ohne Bezeichnung, von mir bezeichnet: „C“, ein Beuteljunges, das dem Embryo Fig. 52 entspricht.

o) Ein Präparat ohne Bezeichnung, von mir als „D“ bezeichnet, ein Beuteljunges, das dem von SEMON als Fig. 53 abgebildeten nahe stand.

Ausserdem einige ausgewachsene Thiere, Männchen und Weibchen, die aber zu histologischen Untersuchungen nicht zu verwerthen waren.

Befunde.

Bei der verhältnissmässig geringen Zahl von Embryonen berichte ich zunächst über die Befunde bei jedem einzelnen Embryo. Bei den Beuteljungen verfahre ich dann summarischer und gebe zum Schluss eine kurze, sachlich geordnete Zusammenfassung.

Embryo 40.

Der jüngste der mir vorliegenden Embryonen ist der von SEMON (1894) als Fig. 40, Taf. X abgebildete Embryo. Wir wollen ihn kurzweg als Embryo 40 bezeichnen. Er ist in drei Theilen und den Theilen entsprechend in verschiedenen Richtungen geschnitten, der Kopf und der obere Theil des Rumpfes, die Gegend der unteren Extremitäten und die Schwanzspitze gesondert. Ich habe auf eine nebenstehende Umrissskizze (Textfig. 1) die Schnittrichtungen eingetragen, wie ich sie mir nach Studium der Serien vorstelle.

Jedesmal, wenn die Schnittrichtung wechselt, sind eine grössere Anzahl von Schnitten verletzt, glücklicher Weise sind die betreffenden Stellen aber nicht in principiell wichtigen Gebieten gelegen. Für das Studium der ersten Anlage der Vorniere, der Urniere und des WOLFF'schen Ganges ist der Embryo, wie die genauere Schilderung alsbald ergeben wird, bereits zu alt. Betrachten wir zunächst die gröberen Verhältnisse.

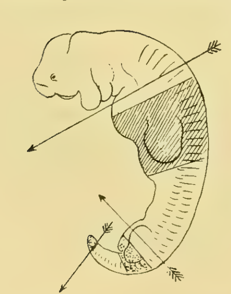


Fig. 1. Umrissskizze des Embryo 40 mit eingetragener Schnittrichtung und Hervorhebung der modellirten Theile. (Abbildung der Modelle Taf. I, Fig. 1—6.)

Tafelfig. 1 stellt bei 50-facher Vergrösserung nach einem Modell, das bei 100-facher Vergrösserung gearbeitet ist, die dorsale Wand des Cöloms des Embryo in der Gegend des Abganges der oberen Extre-

mitäten und etwas weiter cranial und caudal davon dar; genauer bestimmt, zwischen dem 3. und 11. Spinalganglion. Die entsprechende Stelle ist auf der Umrissskizze (Textfig. 1) schraffirt. Das Mesenterium ist kurz abgeschnitten; rechts und links von demselben sehen wir eine caudal mächtige Falte, die sich nach cranial mehr und mehr verflacht, so dass schliesslich nur ihr lateraler Rand und auch dieser nur wenig hervortritt.

Im Gebiet des 6., 7. und 8. Spinalganglions sehen wir an der medialen Seite der grossen Falte, die wir gleich als Urnierenfalte bezeichnen wollen, obwohl ihr craniales Ende möglicher Weise der Vorniere zuzuweisen ist, sich jederseits eine kleine Falte abgliedern. Mit einem indifferenten Namen könnte man diese Falten „Nebenfalten" nennen; ich möchte aber, da ich glaube, dass sie in Beziehung zur Entwickelung der Nebennieren stehen, die Bezeichnung „Nebennierenfalten" einführen.

Tafelfig. 2 zeigt dann, wie die niedrigen Falten, in welche die Urnierenfalten nach cranial auslaufen — Urniere finden wir bei unserem Embryo nicht mehr in ihnen, sondern nur die Venae cardinales — nach ventral umbiegen und in Falten übergehen, welche auf das Lebergebiet übergreifen. Links ist das besonders deutlich; hier kann man die Fortsetzung direct auf die Leber nachweisen, was rechts nicht möglich ist. Es erscheint auf den ersten Blick kaum zweifelhaft, dass wir hier die Bildungen vor uns haben, welche als dorsale und ventrale Pfeiler bei der Zwerchfellbildung der höheren Säuger und des Menschen eine so wichtige Rolle spielen. Eine Membrana pleuro-peritonealis wäre noch nicht gebildet resp. erst in der allerersten Anlage vorhanden. Gleich hier sei aber erwähnt, dass diese Bildungen für die Entwickelung des Zwerchfelles der Monotremen nicht die Bedeutung haben, welche den Uskow'schen Pfeilern und den ventralen Pfeilern bei den anderen Säugern zukommt, und somit ihre Vergleichbarkeit mit diesen Falten und der Membrana pleuro-peritonealis dahingestellt bleiben muss.

Wir bemerken zu Tafelfig. 1 weiter noch, dass an den mit *x x* bezeichneten Stellen die Lungenanlagen mit den vorderen Flächen der hier sehr niedrigen Urnierenfalten resp. mit der dorsalen Wand des Cöloms verwachsen sind.

Die caudalen Enden der Urnierenfalten sind in Tafelfig. 3 nach einem Modell dargestellt (in der Uebersichtsfigur Textfig. 1 ist die Stelle derselben punktirt). Wir erkennen zwischen den Urnierenfalten den Darm, der sich dann caudal in die Kloake öffnet. Die Kloake steht in weiter Verbindung mit der Allantois, die zum grössten Theil entfernt ist.

Durch diese weite Verbindung kann man die beiden seitlichen Falten erkennen, welche das Gebiet des zukünftigen Darmes, die Darmbucht (Tafelfig. 5 *Db*), gegen das Gebiet von Harnblase, Allantois und Sinus urogenitalis abgrenzt. Auch die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge sind zu sehen (*y*). Leider ist der untere Theil der Kloake zerstört. Immerhin können wir an den vorliegenden Schnitten den oberen Theil und die obere Grenze der Kloakenmembran (*Klm*) feststellen. Die Kloakenmembran selbst ist gerade so gebaut wie bei anderen Amnioten, d. h. sie besteht (Tafelfig. 5) aus Ektoderm (*Ekt*) und Entoderm (*Ent*). Die in Tafelfig. 3 gewonnene ventrale Anschauung der Kloake wird ergänzt durch Tafelfig 4 und 5.

Tafelfig. 4 zeigt die Kloake von dorsal und links. Wir erkennen, wie von cranial der Darm, rechts und links die Wolff'schen Gänge in die Kloake einmünden (bei *y* und *y**). An den Wolff'schen Gängen (*WG*) sehen wir eine Strecke vor ihrer Einmündung in die Kloake die Nierenknospen (*Nkn*). Die Wolff'schen Gänge sind an dieser Stelle etwas verbreitert, man kann an ihnen eine medio-dorsale und eine latero-ventrale Fläche unterscheiden. Auf der dorso-medialen Fläche entspringen die noch ganz niedrigen Nierenknospen (*Nkn*).

Eine Ergänzung zu dieser Figur giebt Tafelfig. 5, welche das gleiche Modell von caudal her darstellt. Man sieht von caudal in den cranialen Theil der Kloake (*Kl*) hinein und erkennt, wie die Kloake ventral durch die aus Ektoderm (*Ekt*) und Entoderm (*Ent*) bestehende Kloakenmembran (*Klm*) abgeschlossen

wird. Deutlich treten die beiden lateralen Falten hervor, welche die Darmbucht (*Db*) gegen den ventralen Theil der Kloake abgrenzen. Auf der einen Seite (links) erkennt man den kleinen Epithelpfropf (*y**), welcher an der Stelle der Einmündung des WOLFF'schen Ganges sich findet; ein entsprechender Epithelpfropf ist auch auf der rechten Seite vorhanden, wird aber durch die laterale Wand der Kloake unseren Blicken entzogen. Die WOLFF'schen Gänge sieht man kurz vor ihrer Einmündung ziemlich scharf umbiegen, und cranial von dieser Umbiegungsstelle liegen an der dorso-medialen Seite der WOLFF'schen Gänge die Nierenknospen (*Nkn*).

Das caudale Ende der Kloake mit den zugehörigen Theilen der Kloakenmembran ist, wie schon hervorgehoben wurde, zerstört, doch erlaubt die wohl erhaltene Schwanzspitze des Embryo 40 und das Studium des Embryo 41, uns auch von dem ausgefallenen Theil ein gutes Bild zu machen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Kloake sich in einen weiten Schwanzdarm fortsetzt. Das caudale Ende dieses Schwanzdarmes sehen wir nun in der nach einem Modell ($\frac{100}{1}$) dargestellten Tafelfig. 6. Die Figur ist so gestellt, dass man sie ohne weiteres auf die Umrisszeichnung beziehen kann, an welcher die Stelle des Modelles durch Punktirung gekennzeichnet ist. Wir sehen die Schwanzspitze von der linken Seite. Medullarrohr (*M*), Chorda (*Ch*) und Schwanzdarm (*Schwd*) sind freigelegt, ganz an der Spitze ist die rechte Hälfte des Medullarrohres und der gemeinsamen Masse, in welche Chorda und Darm übergehen, entfernt, so dass wir auf einem medianen Sagittalschnitt durch die alleräusserste Schwanzspitze blicken. Wir sehen zunächst noch Medullarrohr, Chorda und Darm in dorso-ventraler Reihenfolge wohl gesondert von einander. Dann verschmilzt die Chorda mit der dorsalen Wand des Schwanzdarmes, der sein deutliches Lumen behält, und an der Schwanzspitze erkennen wir, wie das Lumen des Medullarrohres weit in das Lumen des Schwanzdarmes übergeht.

Wir haben also bei dem Embryo 40 einen weiten Canalis neurentericus (*C. neur*). Ventral ist an der Schwanzspitze noch eine kleine Grube bemerkenswerth, in deren Gebiet das verdickte Ektoderm an das Entoderm direct angrenzt und auf einigen Schnitten nicht scharf zu sondern ist; vielleicht handelt es sich um einen letzten Rest des Primitivstreifens; leider sind die entscheidenden Schnitte an der betreffenden Stelle ein wenig verletzt.

Fassen wir jetzt zusammen, was uns die Betrachtung der Modelle gelehrt hat. Der Embryo 40 hat eine ziemlich grosse Urniere, die aber in ihren cranialen Theilen kaum mehr ursprüngliche Verhältnisse zeigt, die Urnierenfalten setzen sich cranial in niedrige Falten, die ventralwärts auf das Lebergebiet übergreifen, fort. Auf den ersten Blick scheinen diese Falten den dorsalen und den ventralen Pfeilern der höheren Säuger zu entsprechen; doch spielen sie bei der weiteren Entwickelung nicht dieselbe Rolle, welche jenen zugeschrieben wird. Die WOLFF'schen Gänge münden in die Kloake; an ihrer Mündungsstelle finden wir jederseits einen eigenthümlichen Epithelpfropf. Von der dorso-medialen Seite der WOLFF'schen Gänge entstehen die Nierenknospen, die in ihren ersten Anfängen vorhanden sind. Die Kloake ist lang: in sie mündet, abgesehen von den WOLFF'schen Gängen, von cranial her der Darm. Zwei deutliche seitliche Falten erlauben an der Kloake das Gebiet derselben, welches sich später in Darm umbilden wird, von den weiter ventral gelegenen Theilen abzugrenzen; die WOLFF'schen Gänge münden natürlich ventral von diesen Falten. Ventral wird die Kloake durch die aus Ektoderm und Entoderm gebildete Kloakenmembran verschlossen. Die Kloakenmembran reicht cranial bis an die Allantois, welche in sehr weiter Verbindung mit der Kloake steht. Caudal setzt sich die Kloake in einen gut entwickelten Schwanzdarm fort, der an der Schwanzspitze durch einen wohl ausgebildeten Canalis neurentericus mit dem Medullarrohr in Verbindung steht. Unmittelbar unter der Schwanzspitze finden wir ventral eine Stelle, die vielleicht als Rest des Primitivstreifens aufzufassen ist. Wenden wir uns jetzt zur Besprechung der feineren Verhältnisse. Die

Schnitte durch den cranialen Theil der Urnierenfalten zeigen, dass dort (Textfig. 2 und 3) vom Wolff'schen Gange, Vorniere oder Urniere nichts vorhanden ist; nur die Vena cardinalis findet man. Etwas weiter caudal zwischen 4. und 5. Spinalganglion tritt rechts und links der Wolff'sche Gang auf. Textfig. 4 zeigt

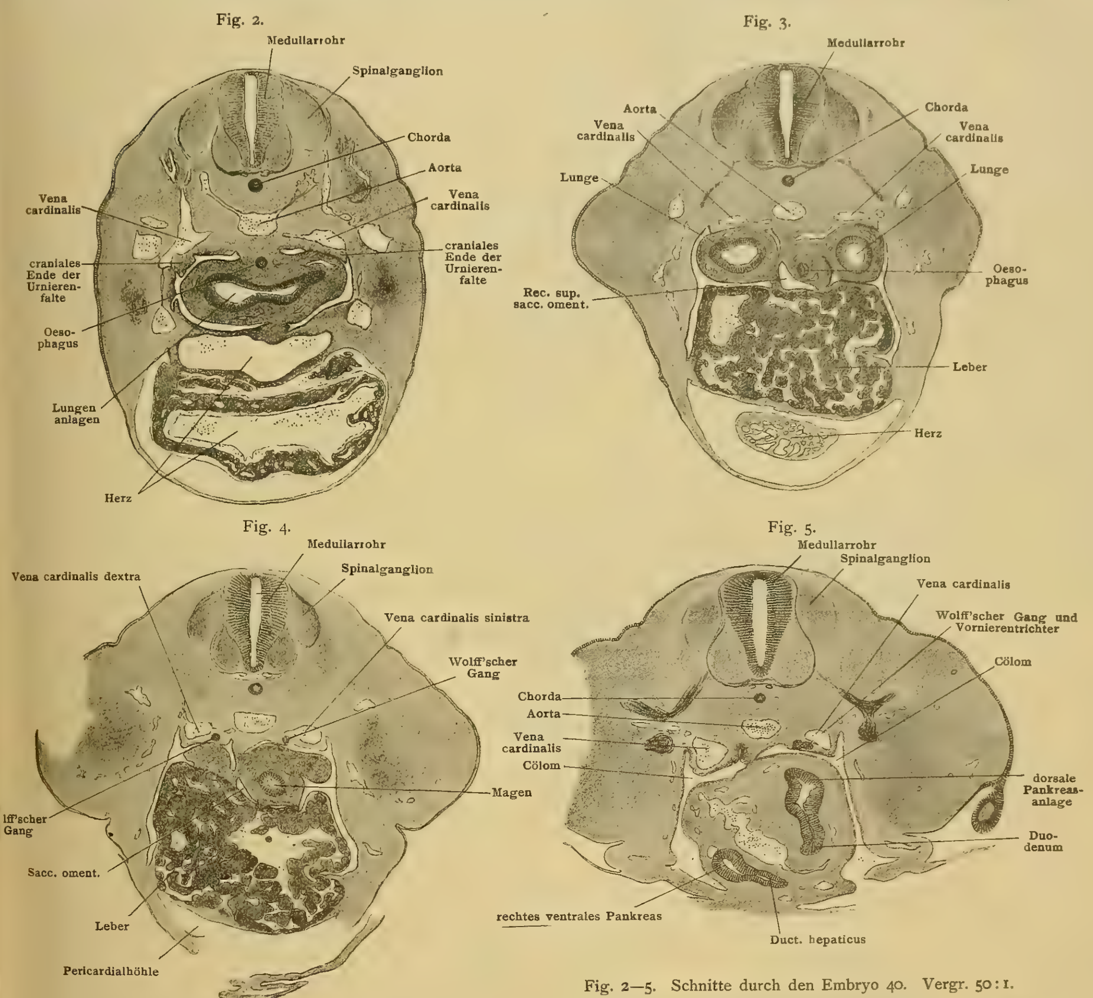


Fig. 2—5. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50:1.

ihn auf dem zweiten Schnitte rechts, links ist er eben angeschnitten. Rechts hört aber der Wolff'sche Gang alsbald wieder auf, um dann etwas weiter caudal von neuem sichtbar zu werden, wieder zu verschwinden und von neuem aufzutreten; er ist hier 4mal unterbrochen, während er links zwar auch an einer Stelle nur noch eben nachweisbar ist, aber keine wirkliche Unterbrechung zeigt. Die Bilder, welche man zu Gesicht bekommt, weisen deutlich darauf hin, dass der Wolff'sche Gang hier an seinem cranialen Ende in Rückbildung begriffen ist. Bald erscheint er deutlich mit einem Lumen versehen, bald ist er nur

mit Mühe nachzuweisen; gelegentlich weicht er auch etwas von der geraden Richtung ab. So geht es durch etwa 20 Schnitte. Dreimal rechts wie links finden wir den WOLFF'schen Gang nach der medialen Seite hin durch einen Epithelstrang, den man als eine Trichteranlage ansprechen wird, medialwärts mit dem Cölomepithel verbunden. Textfig. 5 zeigt den zweiten dieser Epithelstränge links, Textfig. 6 den dritten, freilich nicht die Verbindung mit dem Cölomepithel. In den nun folgenden 20 Schnitten, also in der Höhe etwa des 6. Spinalganglions, sind diese Bildungen besonders gut entwickelt, auch der WOLFF'sche Gang. Textfig. 7 und 7a geben ein Bild davon. Textfig. 7 einen Ueberblick über den ganzen Querschnitt, Textfig. 7a die Urnierenfalten stärker vergrössert. Auf der rechten Seite ist der 5. Epithelstrang sehr schön getroffen, man übersieht auf einen Blick die Verbindung mit dem WOLFF'schen Gang einerseits und die mit dem Cölomepithel auf der anderen Seite. Links erkennt man die Verbindung des 4. Epithelstranges mit dem Cölomepithel. Medial von dieser Verbindung beginnt, rechts wie links dem Mesenterium zugekehrt, die Nebennierenfalte. Einige (5) Schnitte weiter caudal finden wir sie wohl ausgebildet. Textfig. 8 zeigt uns ihren Aufbau. Sie erscheint aus dichtgelagerten Zellen gebildet, die sich vielfach gegen das Cölomepithel nicht abgrenzen lassen. Der mit Textfig. 9 abgebildete Schnitt geht rechts durch den 6., links durch den 5. Epithelstrang. Es folgt nun kurz darauf rechts ein 7., links ein 6. und 7. Epithelstrang, dann fehlen auf einer längeren Strecke (15—20 Schnitte zu 10 μ) rechts wie links die Epithelstränge, und dann finden wir rechts wie links in gleicher Lage, wie die eben geschilderten Epithelstränge einen wohl entwickelten Trichter. Der Schnitt, welcher in Textfig. 10a — ein Uebersichtsbild dazu haben wir in Text-

Fig. 6.

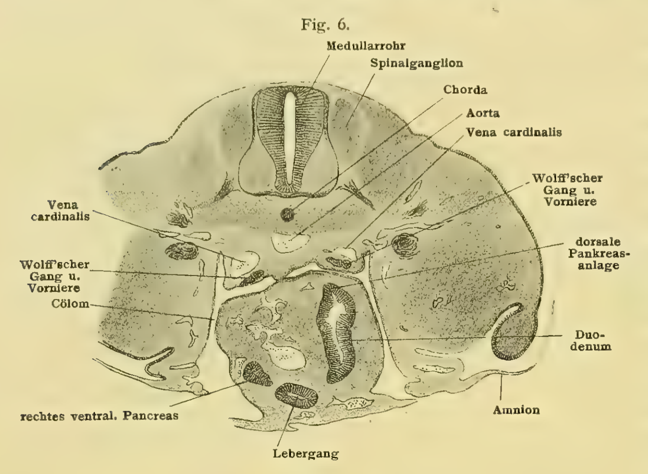


Fig. 7.

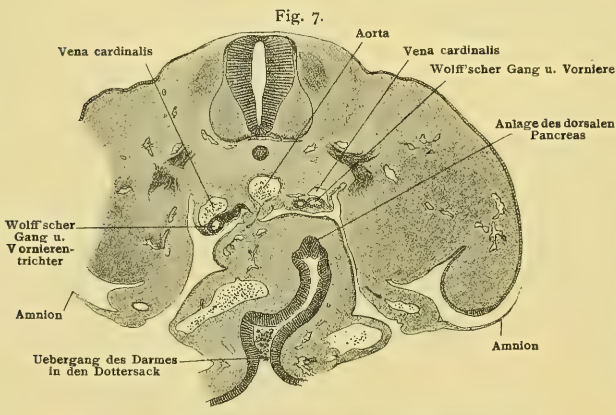


Fig. 6 u. 7. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

Fig. 7a.

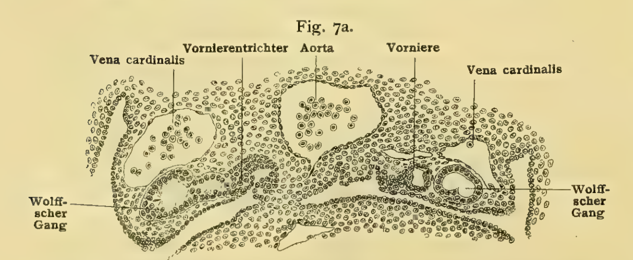


Fig. 7a. Die dorsale Wand des Cöloms von Fig. 7, stärker vergrössert. Vergr. 150 : 1.

fig. 10, welche freilich den Schnitt cranial von Textfig. 10a giebt — dargestellt ist, geht auf der linken Seite noch durch das Trichtergebiet. Deutlich erkennt man dort, wie die hohen, dem Trichter angehörigen Zellen

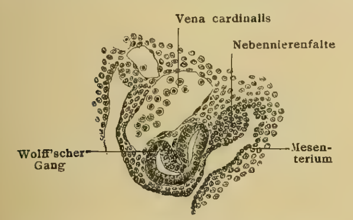


Fig. 8. Querschnitt durch rechte Urnieren- und Nebennierenfalten. Vergr. 150 : 1.

sich gegen das Cölomepithel abheben. Medial davon zieht die kräftig entwickelte Nebenfalte unsere Aufmerksamkeit auf sich. Einzelne grössere Zellen, welche wir in ihr finden und die auch auf der Zeichnung zur Darstellung gebracht sind, sind als Zellen aufzufassen, welche sich zur Theilung anschicken, nicht etwa als Urgeschlechtszellen. Und nun beginnt ganz deutlich das Gebiet der typischen Urniere, alsbald treten zwischen dem 7. und 8. Spinalganglion auch Glomeruli auf.

Was cranial von hier liegt, also den Anfangstheil der Wolff'schen Gänge und die Epithelstränge resp. Trichterbildungen, welche die Wolff'schen Gänge mit dem Cölomepithel verbinden, haben wir als rudimentär aufzufassen, wenn zur Zeit freilich neben den regressiven Vorgängen auch noch zweifellos progressive einhergehen. So finden sich gar nicht selten Kerntheilungen im Wolff'schen Gang und im Gebiet der zum Cölomepithel ziehenden Epithelstränge,

Fig. 9.

Aorta
Vena cardinalis
Wolff'scher Gang
Wolff'scher Gang und Vornierentrichter
Uebergang des Darmes in den Dottersack

Fig. 10.

Nebennierenfalte
obere Extremität
Vena cardinalis
Wolff'scher Gang
Amnion
Urnierenfalte
Nebennierenfalte
Urnierenfalte
Entoderm

Fig. 10a.

Aorta
Nebennierenfalte
Vena cardinalis
Vena cardinalis
Wolff'scher Gang
Urnierenfalte
Urnierenfalte
Nebennierenfalte

Fig. 9 u. 10. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

Fig. 10a. Die dorsale Wand des Göloms mit den Urnierenfalten und den Nebennierenfalten von Fig. 10, stärker vergrössert. Vergr. 150 : 1.

und in Uebereinstimmung dazu finden wir bei einem älteren Embryo auch einen Theil der Epithelstränge zu deutlichen Kanälchen mit Trichtern fortgebildet. Wenn also auch der ganze obere Theil des Excretionsorganes als rudimentär hingestellt werden kann, so gilt dies rudimentär doch mehr im phylogenetischen Sinne; in der Ontogenie ist mindestens ein Theil der Anlagen, besonders wenn man sie rein für sich betrachtet, zur Zeit noch progressiv.

Wie sind nun die eben beschriebenen Theile des Excretionsapparates zu deuten. Ohne hier die Frage von den Beziehungen von Vorniere zur Urniere anschneiden zu wollen, denn zur Beurtheilung solcher Beziehungen ist der Embryo zu alt, kann ich den cranialen Theil des Excretionsapparates wohl als Vorniere bezeichnen. Jedenfalls ist man berechtigt, ihn von der eigentlichen Urniere zu trennen. Er unterscheidet sich vom typischen Urnierengebiet, abgesehen von seinem rudimentären Charakter, durch den Mangel an Glomeruli und durch die Lage seiner Trichter. Die Deutung der Nebennierenfalte ist auch nicht ohne weiteres klar. Man könnte an einen rudimentären Glomus der Vorniere denken, und einzelne Bilder späterer Entwickelungsstadien könnte man versucht sein, auch in diesem Sinne zu verwerthen. Doch die Nebennierenfalte trägt den Charakter eines Glomus nicht mehr, und da jüngere Stadien fehlen, lässt sich eine solche Deutung nicht beweisen. Die weiteren Schicksale der Falte lassen uns in ihr einen Theil der Nebennierenanlage sehen; wir dürfen sie daher wohl, wie ich es gethan, als Nebennierenfalte bezeichnen. Wir werden sehen, wie später der Sympathicus zu dieser Falte zunächst in nahe, nachbarliche Beziehung tritt und schliesslich, wenn sie als Falten längst verschwunden sind und die ihnen entsprechenden Zellcomplexe deutlich den Charakter der Nebennierenrinde angenommen haben, als Anlage des Markes in sie hineinwächst. Aus zwei Quellen, aus den mit dem Cölomepithel in Beziehung stehenden Nebenfalten und aus den Elementen des Sympathicus, sind also die Nebennieren der *Echidna* abzuleiten.

Suchen wir nun noch die Lage der Vornierenanlage zum ganzen Embryo zu bestimmen. Wir finden, dass der Wolff'sche Gang cranial im Gebiet des 4. Spinalganglion beginnt, wenn wir 3 Ursegmente auf den Kopf rechnen, also im Gebiet des 7. Ursegmentes. Das craniale Ende des Wolff'schen Ganges dürfte also noch ungefähr in der Gegend seines ersten Entstehens gelegen sein. Das Vornierengebiet erstreckt sich aber nur durch 3 Segmente etwa, und darin dürfen wir wohl etwas Secundäres erblicken, obwohl sich ja natürlich nicht mit Sicherheit angeben lässt, dass ursprünglich jede der 8 Trichteranlagen einem Segment entspricht.

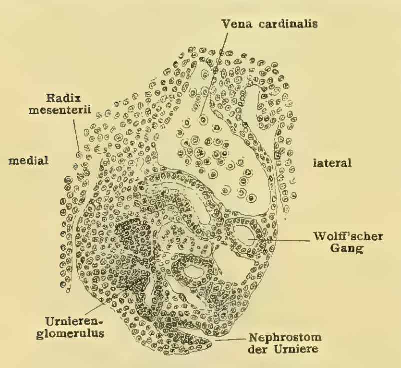
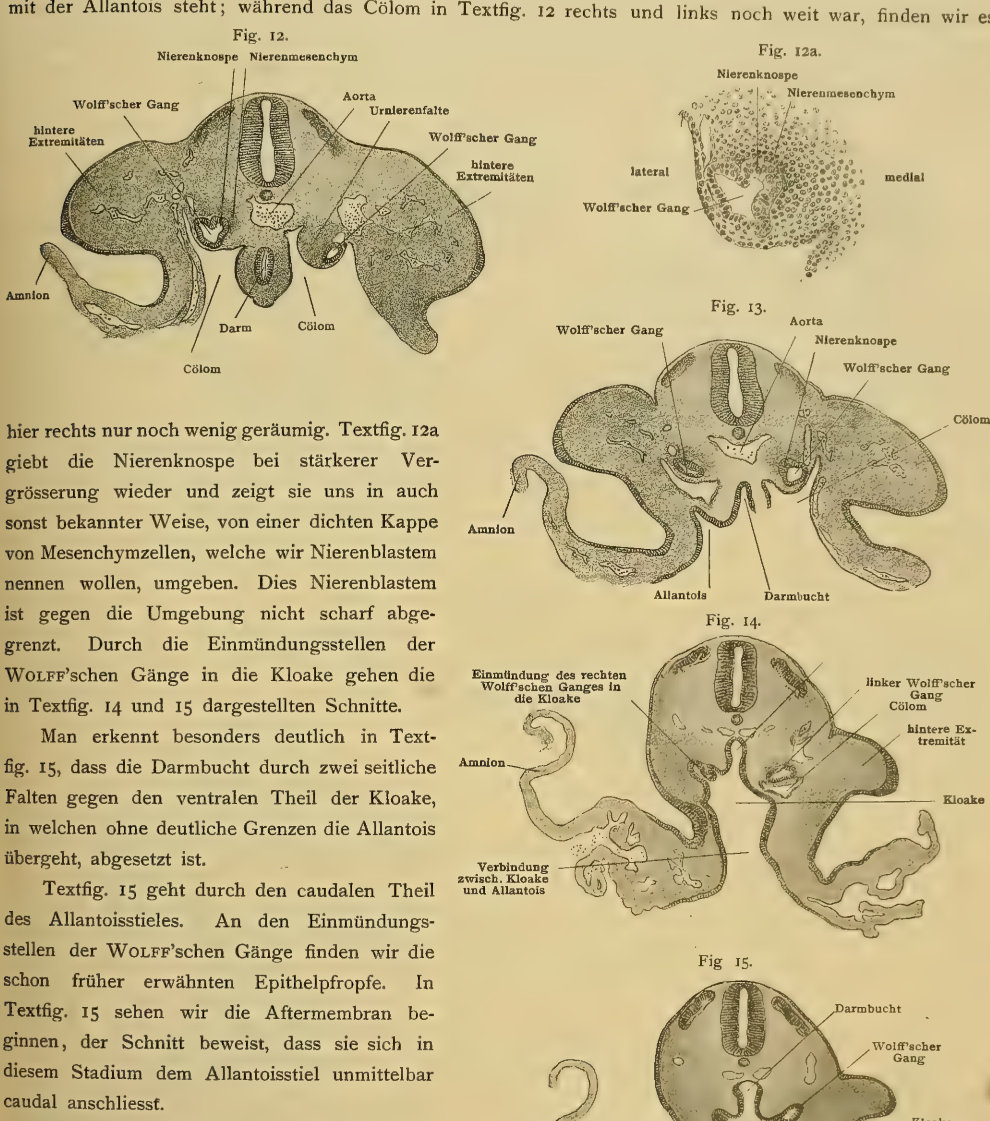


Fig. 11. Schnitt durch die linke Urnierenfalte des Embryo 40, der durch ein Urnierennephrostom geht. Vergr. 150 : 1.

Wenden wir uns bei unserem Embryo dem Gebiet der Urniere zu, so zeigt sich hier, durch überaus zahlreiche Kerntheilungen angedeutet, regstes Wachsthum. Die Urniere ist bei diesem Embryo noch nicht auf der Höhe ihrer Entwickelung, sondern in ihrer Ausbildung begriffen, das gilt sowohl für die Anlagen der Glomeruli, wie für die der Tubuli. Auch deutliche Anlagen von Nephrostomen sind kenntlich, aber nur ein Theil von ihnen öffnet sich gegen das Cölom. Textfig. 11 zeigt ein solches. Ich weise noch einmal ausdrücklich darauf hin, dass dieses Nephrostom viel weiter lateral liegt als die als Vornierennephrostome angesprochenen Bildungen.

Schnitte durch die Anlagen der Nierenknospen stellen die Textfigg. 12 und 13 dar. Sie geben zugleich eine Uebersicht über das untere Ende des Darmes und des Cöloms, beide Schnitte gehen durch die Anlage der hinteren Extremitäten.

In Textfig. 13 hat sich der Darm bereits in die Kloake geöffnet, die ventral in weiter Verbindung mit der Allantois steht; während das Cölom in Textfig. 12 rechts und links noch weit war, finden wir es



hier rechts nur noch wenig geräumig. Textfig. 12a giebt die Nierenknospe bei stärkerer Vergrösserung wieder und zeigt sie uns in auch sonst bekannter Weise, von einer dichten Kappe von Mesenchymzellen, welche wir Nierenblastem nennen wollen, umgeben. Dies Nierenblastem ist gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt. Durch die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge in die Kloake gehen die in Textfig. 14 und 15 dargestellten Schnitte.

Man erkennt besonders deutlich in Textfig. 15, dass die Darmbucht durch zwei seitliche Falten gegen den ventralen Theil der Kloake, in welchen ohne deutliche Grenzen die Allantois übergeht, abgesetzt ist.

Textfig. 15 geht durch den caudalen Theil des Allantoisstieles. An den Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge finden wir die schon früher erwähnten Epithelpfropfe. In Textfig. 15 sehen wir die Aftermembran beginnen, der Schnitt beweist, dass sie sich in diesem Stadium dem Allantoisstiel unmittelbar caudal anschliesst.

Fig. 12 u. 13. Querschnitte durch die hinteren Extremitäten des Embryo 40. Vergr. 60 : 1.

Fig. 12a. Schnitt durch den rechten Wolff'schen Gang mit der Nierenknospe. Vergr. 150 : 1.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch den Embryo 40 in der Gegend der Kloake. Vergr. 60 : 1.

Von der Schwanzgegend mögen hier 3 Schnitte gegeben werden. Auf dem am weitesten cranial gelegenen (Textfig. 16) sind Darm, Chorda und Medullarrohr noch von einander gesondert, auf dem nächsten (Textfig, 17) wird die Abgrenzung des Schwanzdarmes undeutlicher. Der dritte Schnitt geht (Textfig. 18) durch den Canalis neurentericus.

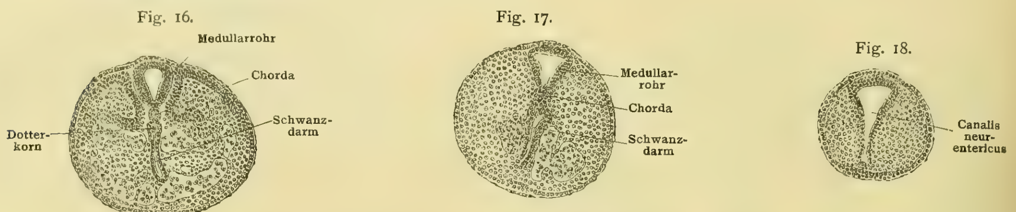


Fig. 16—18. Querschnitte durch den Schwanz des Embryo 40. Vergr. 75 : 1.

In Textfig. 16 sehen wir zu beiden Seiten des Medullarrohres noch eine Urwirbelanlage. Im Darm steckt an der dorsalen Seite ein Dotterkörnchen. In Textfig. 17 finden wir in der Chordaanlage, welche nur noch undeutlich gegen die dorsale Wand des Schwanzdarmes abzugrenzen ist, die Andeutung eines Lumens. Der ventrale Theil des Darmes hat gegen das umgebende Mesenchym auch keine scharfen Grenzen, und die tiefe Schicht des Ektoderms ist gegenüber dem ventralen Theil des Darmes merklich verdickt. In Textfig. 18 sehen wir die Wand des Canalis neurentericus ohne Grenze in das Mesenchym übergehen, das Ektoderm berührt ventral das Entoderm.

Embryo 41.

Der Embryo 41, von Semon auf Taf. X, Fig. 41 abgebildet, ist etwas weiter entwickelt als der Embryo 40. Die ungefähre Schnittrichtung ist in die Umrissskizze Textfig. 19 eingetragen. Die cranialen Enden der Wolff'schen Gänge zeigen auch hier Rückbildungserscheinungen. Die Nephrostome aber sind

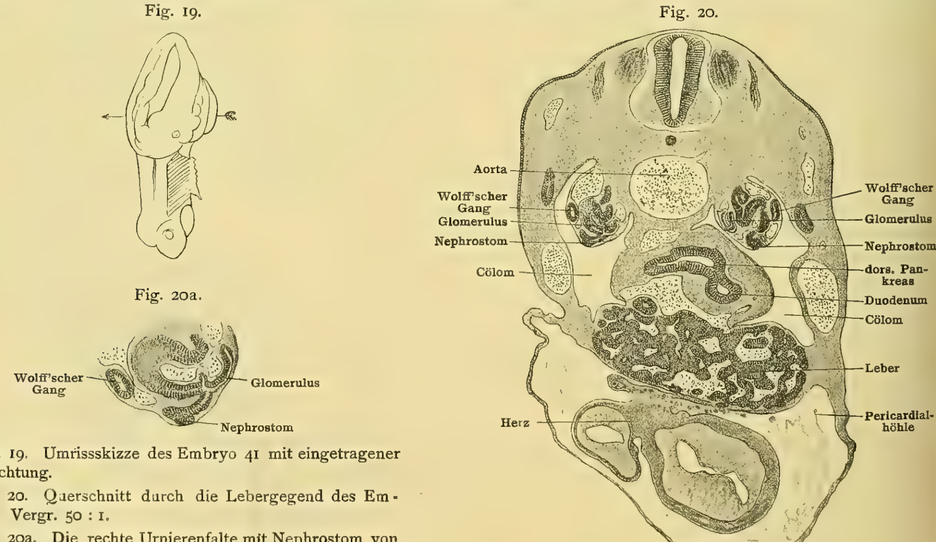


Fig. 19. Umrissskizze des Embryo 41 mit eingetragener Schnittrichtung.

Fig. 20. Querschnitt durch die Lebergegend des Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Fig. 20a. Die rechte Urnierenfalte mit Nephrostom von Fig. 20. Vergr. 75 : 1.

im Vornierengebiet deutlicher, doch kann man jederseits nur 4 nachweisen, ja das erste von diesen 4 rechts gelegenen Nephrostomen muss sogar zweifelhaft bleiben. Mit Rücksicht auf die für den Embryo 42 gegebenen Abbildungen verzichte ich hier darauf, solche zu geben. Sehr schöne, offene Nephrostome findet man im Gebiete der wohlentwickelten Urniere. In Tafelfig. 7 und 8 bilde ich 2 Urnierenkanälchen mit Glomeruli und Trichtern nach vermittelst der Plattenreconstruction hergestellten Modellen ab.

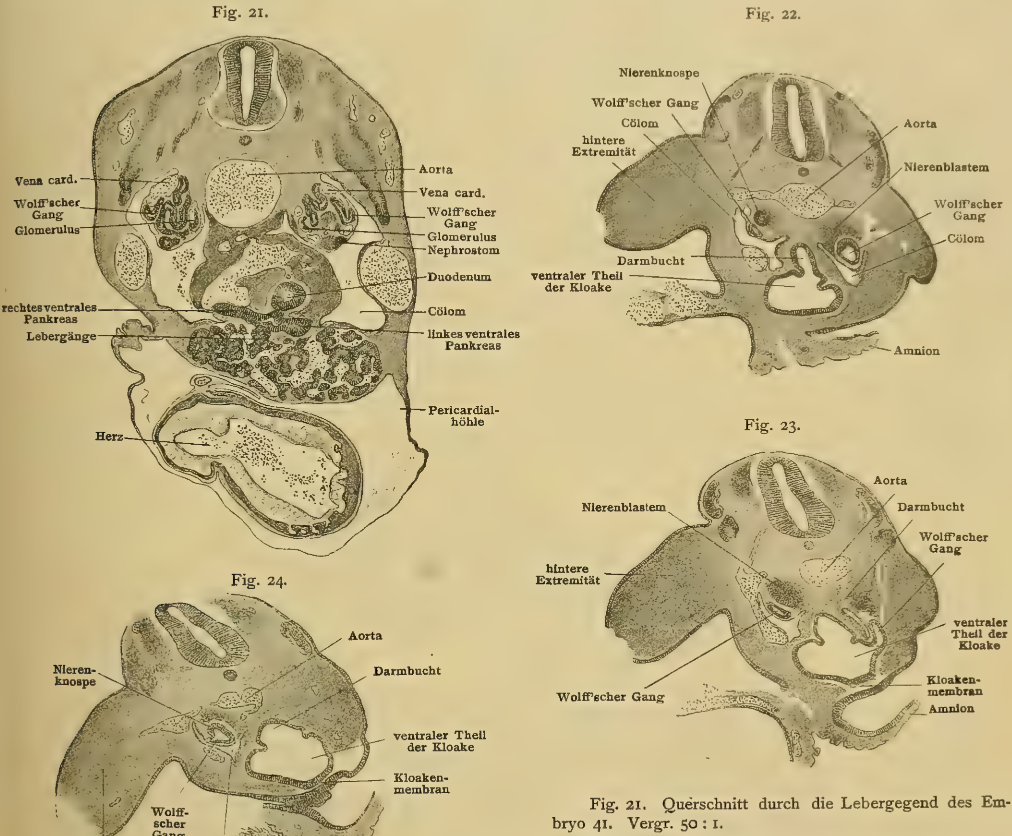


Fig. 21. Querschnitt durch die Lebergegend des Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Fig. 22—24. Schnitte durch die Gegend der hinteren Extremitäten und der Kloake von Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Schnitte durch die Urnieren zeigen die Textfig. 20, 20a und 21. Die einzelnen Kanälchen erscheinen im Typus ihres Verlaufes recht gleichartig. Eine segmentale Anordnung ist aber nicht vorhanden. An einem Theil des Embryo, den ich modellirt habe, kommen auf der einen Seite 4 Trichter auf das Segment, auf der anderen 5. Die Anlagen der Nebennierenfalten zeigen keine wesentliche Veränderung gegenüber denen des Embryo 40, von dem sie in den Textfigg. 8, 10, 10a dargestellt sind. Auch die Verhältnisse in der Kloakengegend erscheinen im Wesentlichen gleich, nur etwas weiter gebildet. Die Verbindung der Allantois mit der Kloake ist eingeengt. Die Falten, welche die Darmbucht gegen die übrige Kloake abgrenzen, kann man hier in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgen, ebenso die Aftermembran. Die kleinen

Epithelpfropfe an den Ausmündungen der Wolff'schen Gänge in die Kloake sind geschwunden. Ein deutlicher Schwanzdarm führt von der Kloake durch einen schon etwas engeren Canalis neurentericus in das Medullarrohr. Die Verhältnisse der Nierenknospen entsprechen etwa denen bei Embryo 40. Textfig. 22, 23 und 24 geben Schnitte durch die Gegend der Kloake. Das Urnierenblastem geht ohne Grenze in das Nierenblastem über.

Embryo 42.

Der von Semon als Fig. 42 dargestellte Embryo ist in Textfig. 25 in Umrissskizze gegeben und die Schnittrichtung eingetragen. Der Embryo wurde cranial von der Theilung der Trachea an bis über die Kloake hinaus modellirt. Tafelfig. 9 und 9b zeigen Theile dieses Modelles von verschiedenen Seiten. In Tafelfig. 9 sind oberhalb des Nabelringes (*Nbr*) die vorderen und seitlichen Körperwände fortgenommen, ebenso die Lungen und der Magendarmtractus bis auf das caudalste Ende. Man erblickt unten den Schwanz, dessen Ende bei dem Embryo fehlt und im Modell abgeschnitten dargestellt ist; die Schnittfläche ist, wie wie alle übrigen Schnittflächen, schraffirt. Ueber der Schwanzwurzel liegt in der Mitte der Kloakenhöcker (*Klh*), zu beiden Seiten desselben die hinteren Extremitäten. Ich spreche hier von Kloakenhöcker und noch nicht von Geschlechtshöcker, weil man das Gebiet der Anlage des definitiven Geschlechtsgliedes noch nicht genau abgrenzen kann. Der Kloakenhöcker ist seitlich und gegen die Schwanzwurzel (*Schww*) nicht scharf abgegrenzt, wohl aber cranial. Da aber diese Stelle von der Amnionwurzel zugedeckt wird, tritt das in der Abbildung Tafelfig. 9 nicht deutlich hervor, wohl aber in den Tafelfig. 9a und 9b. Im unteren Theil des Kloakenhöckers kann man in der Medianlinie eine seichte Rinne erkennen, nach oben hin eine bouquetartige Wucherung des Ektoderms (*ekt. Wch*). Dicht über dem Kloakenhöcker kommen wir auf die caudale Begrenzung des Nabels mit der caudalen Amnionfalte, welche durch mesodermale Zottenbildungen ausgezeichnet ist. Verwachsen mit dem caudalen Theile des Nabelringes sehen wir die Allantois (*Allst*), von 2 Arterien (*Aa. umb. d* und *Aa. umb. s*) und 2 Venen (*V. umb. d* und *V. umb. s*) begleitet, das Gebiet des embryonalen Cöloms verlassen. Das Gebiet des Nabelringes (*Nbr*) ist bereits ziemlich eng: durch ihn hindurch und über ihm, wo die vordere und die seitlichen Bauchwände entfernt sind, schaut man auf die dorsale Wand des Cöloms. Neben den mächtigen Urnierenfalten (*Unf*) sind jederseits medial die langgezogenen, viel niedrigeren, aber deutlichen Keimdrüsenfalten (*Kdf*) aufgetreten. Zwischen den beiden Keimdrüsenfalten erkennt man die breite Schnittfläche des Mesenteriums (*R. M*) mit dem Schnitt einer grossen, die Aorta verlassenden Arterie (*A*). Genau am cranialen Ende der Geschlechtsfalten wird die Schnittfläche durch die Wurzel des Mesenteriums plötzlich schmal, um erst gegen das obere Ende des Modelles wieder etwas an Breite zuzunehmen: wir sind in das Gebiet der Lunge und des Oesophagus gekommen. Zu beiden Seiten des Oesophagusmesenteriums treten seichte Buchten auf, in denen die Lungen ruhen; von den Keimdrüsenfalten ist hier keine Spur mehr zu erkennen. Die Urnierenfalten bleiben noch eine Strecke weit gut entwickelt, dann, etwa in der Mitte zwischen dem cranialen Ende der Keimdrüsenfalte und ihrem eigenen cranialen Ende werden sie ziemlich plötzlich viel niedriger. Wir kommen aus dem Gebiet der Urnieren in das der Vornieren, was auch sofort an der anderen Stellung der Nephrostomen kenntlich ist. Die Lage der Vornierentrichter (*Nphst. d. Vn*) und Urnierentrichter (*Nphst. d. Un*) ist durch Ringe angedeutet; von den zahlreichen Urnierentrichtern sind in dieser Ansicht des Modelles nur

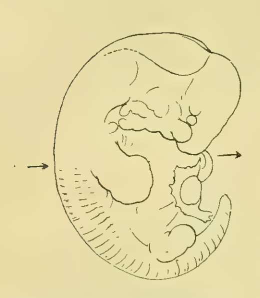


Fig. 25. Umrissskizze des Embryo 42 mit eingetragener Schnittrichtung.

wenige zu erkennen. Medial vom Vornierengebiet der Urnierenfalten erkennen wir die Reste der Nebennierenfalten (*Nnf*). Diese treten nur wenig hervor, und auch ihre Länge hat abgenommen. Auf Querschnitten, wie wir solche später betrachten werden, sind sie deutlicher. Cranial und caudal verschmelzen sie mit den Urnierenfalten. Das craniale Ende der Urnierenfalten geht auf die seitliche Körperwand über und begrenzt so eine caudal offene Nische von geringer Ausdehnung, ihr Gebiet ist auf der Figur durch Punktirung angedeutet. Von einer Fortsetzung des ventralen Schenkels dieser Falte auf das Lebergebiet, wie wir eine solche bei dem Embryo 40 feststellen konnten, ist hier nicht mehr die Rede.

Betrachten wir jetzt das Modell, nachdem auch noch der caudale Theil der seitlichen Körperwand mitsammt der linken Extremität entfernt ist, von der linken Seite und etwas von unten (Tafelfig. 9a), so erkennen wir, dass die Kloake zum grossen Theil aufgetheilt ist. Ihr vorderer, noch nicht aufgetheilter Abschnitt liegt cranial durchaus im Gebiet des Kloakenhöckers (*Klh*); caudal kann man in das Schwanzgebiet hinein den reducirten Schwanzdarm (*Schwd*) verfolgen. Den WOLFF'schen Gang (*W. G*) sieht man in seiner ganzen Ausdehnung, von seinem cranialen, in der oben beschriebenen Nische belegenen Ende bis zu seiner Einmündung in den Sinus urogenitalis (*S. urg*). Eine Strecke vor seiner Einmündung in den Sinus urogenitalis entspringt aus ihm der Nierengang (*Ur*), den man hier schon Ureter nennen darf. Natürlich kann man diese Stelle von der lateralen Seite nicht sehen, sie ist durch einen Stern markirt (*). Das Nierenbecken (*Nbck*) ist bereits gebildet; es weist einen grösseren cranialen, einen kleineren caudalen Schenkel auf und ist vom Nierenblastem umgeben, das sich unmittelbar an das caudale Ende der Urniere anschliesst. Entfernt man einen Theil der linken Kloakenwand und der Wand des Sinus urogenitalis, so sieht man in den im Geschlechtshöckergebiet gelegenen Hohlraum der Kloake. Derselbe ist theilweise

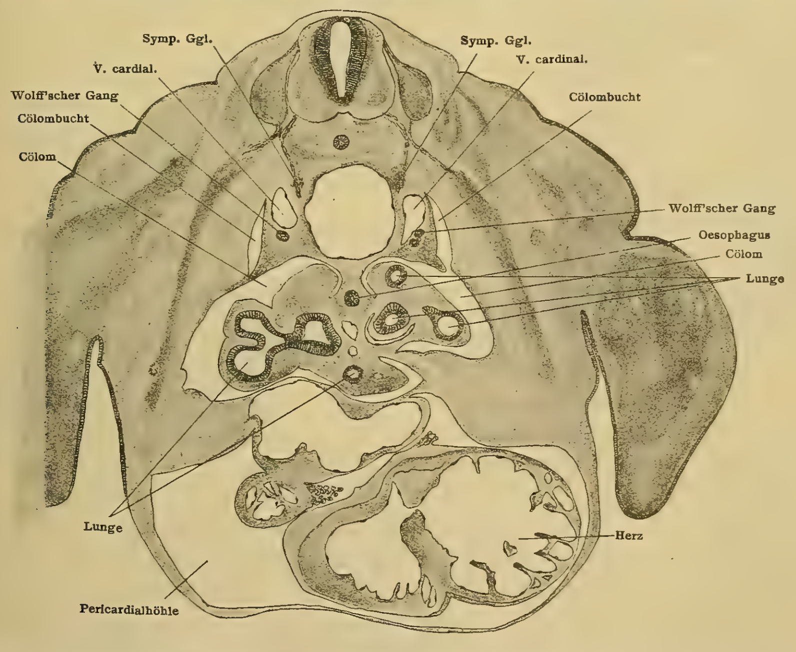


Fig. 26. Querschnitt durch den Embryo 42, Gegend der oberen Extremitäten, das cranialste Ende der Urnierenfalten ist getroffen. Vergr. 50 : 1.

durch ein von vorn und von oben her vorspringendes Septum getheilt, das, wie die Schnitte lehren, nur aus Epithel gebildet ist und mit der Kloakenplatte in Zusammenhang steht. Wenden wir uns jetzt zu der Beschreibung der Schnitte und beginnen von cranial.

Textfig. 26 giebt uns einen Schnitt, welcher durch das cranialste Ende der Urnierenfalten gegangen ist. Wie die linke Seite der Figur zeigt, befinden wir uns im Gebiet der vorderen Extremitäten. Auf dem

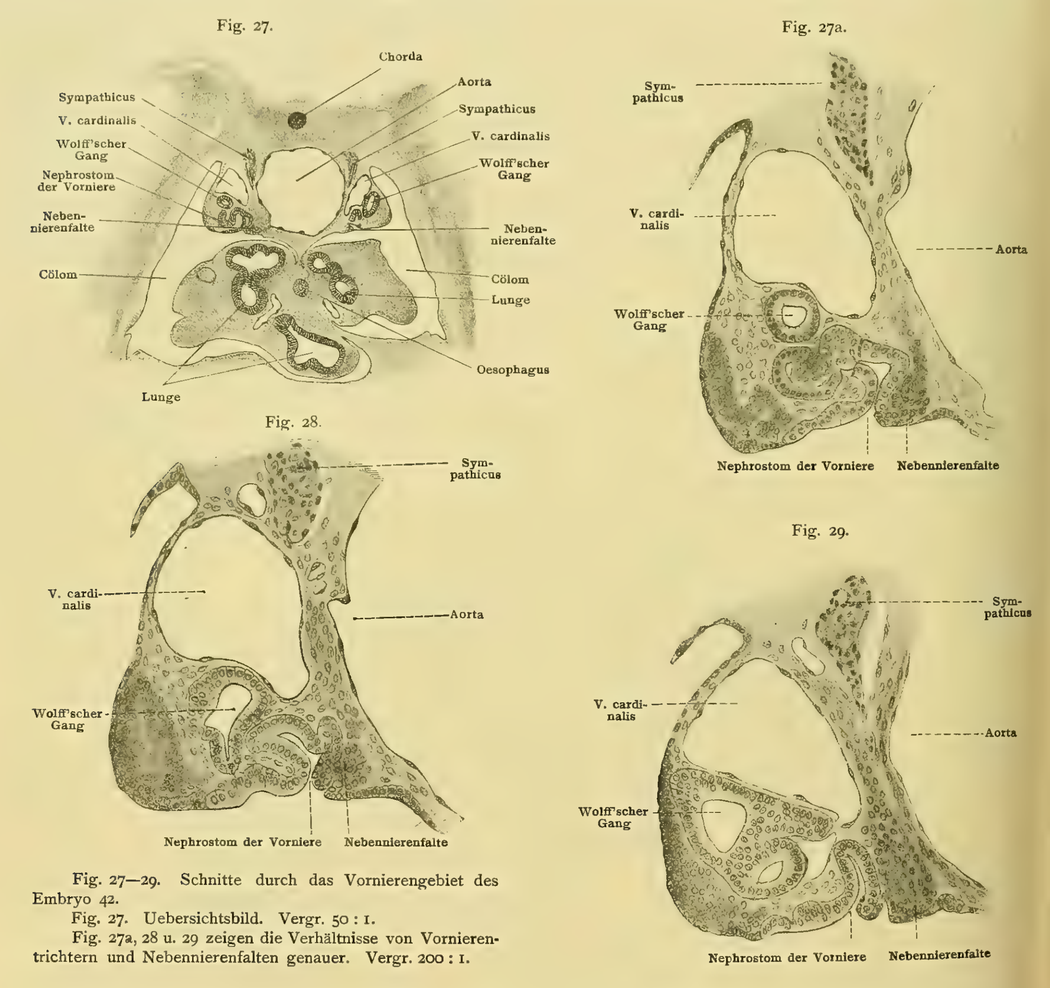


Fig. 27—29. Schnitte durch das Vornierengebiet des Embryo 42.
Fig. 27. Uebersichtsbild. Vergr. 50 : 1.
Fig. 27a, 28 u. 29 zeigen die Verhältnisse von Vornierentrichtern und Nebennierenfalten genauer. Vergr. 200 : 1.

Schnitte sind in dorso-ventraler Reihenfolge getroffen: das craniale Ende der Urnierenfalte mit den Venae cardinales, dem cranialen Ende der Wolff'schen Gänge, die Lunge und das Herz. Wir erkennen die Buchten zwischen dem cranialen Ende der Urnierenfalten und den lateralen Körperwänden. Rechts erscheint die Bucht auf diesem Schnitt ganz abgeschlossen, links in Verbindung mit dem Cölom, welches die Lungenanlage umgiebt. Die Schnitte Textfigg. 27, 27a, 28 und 29 gehen durch das Vornierengebiet und zeigen auch die Nebennierenfalten. Wir haben bei der Betrachtung des Modelles erkannt, dass weiter

caudal bereits die Keimdrüsenfalten entwickelt sind. Wie verhalten sich nun die Nebennierenfalten (*Nnf*) zu den Keimdrüsenfalten (*Kdf*)? Wir haben bei der Betrachtung des Modelles hervorgehoben, dass die Nebennierenfalten caudal bald undeutlich werden. Man kann sie in eine Zellverdichtung verfolgen, die, wie Textfig. 31a zeigt, eine besondere Structur annimmt. Sie erscheint als ein Netz von Zellsträngen, in dessen Maschen man Gefässe nachweisen kann. Medial zwischen diesen Zellsträngen und der Aorta findet sich Sympathicus, der hierher, ventralwärts vordringend, gelangt ist. Die Zellverdichtung, in welche die Nebennierenfalten, wie eben beschrieben, caudal übergehen, und welche zum Theil die geschilderte Structur annimmt, lässt sich nicht scharf gegen die Zellen der beginnenden Keimdrüse abgrenzen; aber die Keimdrüsenfalten unterscheiden sich ausser durch ihre mehr caudale und laterale Lage durch das Vorkommen von ausgesprochenen Urgeschlechtszellen (Textfig. 32, 33, 33a). Sehr deutlich zeichnen sich die Urgeschlechtszellen durch ihre grossen Kerne und sehr grossen Kernkörperchen und ihr Protoplasma von den übrigen Zellen der Keimdrüsenfalten aus (Textfig. 33a und 33b). Auch ist für die Nebenfalte hervorzuheben, dass, wie bereits erwähnt, der Sympathicus zu ihr eng nachbarliche Beziehungen gewinnt. Die Wolff'schen Gänge beginnen in der Höhe der 9. Spinalganglien; sie sind zum Theil stark erweitert. Deutlich sind im Vornierenbereich jederseits 4 Trichter zu erkennen, vielleicht finden sich sogar Flimmern an denselben; doch habe ich mir darüber Gewissheit nicht verschaffen können. Diese Trichter, welche ich also als Vornierentrichter auffasse, liegen, wie das hier nochmals hervorgehoben sein mag, ganz anders als die weiter caudal vorkommenden Trichter der ausgesprochenen Urniere.

Wir finden sie Textfig. 27, 27a, 28, 29 dicht lateral von den Nebenfalten, während die Trichter der wohlausgebildeten Urniere, wie das bereits bei dem Embryo 41 erörtert wurde, viel weiter lateral liegen. Betrachten wir nun die hier wiedergegebenen Schnitte durch die Vornierenfalte etwas eingehender. Textfig. 27 zeigt einen Schnitt durch das am weitesten cranial gelegene Nephrostom der rechten Vorniere. Der Trichter ist sehr deutlich; lateral lassen sich Zellen, ähnlich, wie sie das Vornierenkanälchen auskleiden, bis fast auf die Höhe der Urnierenfalte verfolgen, medial hören diese Zellen plötzlich auf und stossen an die Zellen der Nebennierenfalte, welche gegen das Cölomepithel nicht abzugrenzen sind. Auf der Höhe der Urnierenfalte ist das Cölomepithel etwas verdickt und steht mit eigenthümlichen Strängen dicht gelagerter Zellen in Verbindungen, welche ich nicht weiter deuten kann. Dass die dichtgelagerten Zellen der Nebennierenfalten vom Cölomepithel nicht abgegrenzt sind, wurde schon hervorgehoben, medial von ihnen ist das Cölomepithel etwas verdickt und hebt sich sehr deutlich gegen die darunter gelegenen Mesenchymzellen ab. Während der Zellcomplex der Nebennierenfalte ventral gut abgegrenzt ist, geht er dorsal ohne scharfe Abgrenzung in das umgebende Mesenchym über. Ganz eigenthümlich ist das Bild, welches der Schnitt durch das 2. Nephrostom der Vorniere darbietet (Textfig. 28). Hier wulstet sich der Zellcomplex der Nebennierenfalte geradezu glomerulusartig von der medialen Seite in das Trichtergebiet vor; eine Abgrenzung desselben gegen das Cölomepithel fehlt. Wenn sich Gefässe in dem Zellcomplex fänden, so würde die Aehnlichkeit mit einem Glomerulus noch viel grösser sein. Die Zellstränge in der Kuppe der Urnierenfalte sind weniger scharf ausgeprägt als auf dem in Textfig. 27a abgebildeten Schnitt, eine Abgrenzung dieser Zellen gegen das Cölomepithel auf der Höhe der Urnierenfalten ist auch auf diesem Schnitte nicht möglich. Den Schnitt, welcher durch das 3. Nephrostom der rechten Vorniere geht, zeigt Textfig. 29. Der Wolff'sche Gang ist stark erweitert, der Trichter wieder sehr deutlich; von der medialen Seite schiebt sich eine Lage niederer Zellen über seine Mündung. Dicht medial von ihm hängt an einer hier nur ganz kleinen Stelle das Cölomepithel untrennbar mit dem Zellcomplex der Nebennierenanlagen zusammen. Von dorsal her beginnt sich der Sympathicus zwischen Aorta und den Zellcomplex der Nebennierenanlage einzuschieben. Auf der Höhe der Urnierenfalte geht das Cölomepithel ohne Abgrenzung in einen verdichteten

Zellcomplex über, in dem ich hier keine Stränge unterscheiden kann, der mir also homogen erscheint. Der nächste caudal gelegene Schnitt, welchen ich als Textfig. 30 bei starker Vergrösserung abgebildet habe, geht bereits durch das Gebiet der Urniere, und zwar durch den 1. (cranialsten) Glomerulus derselben. Der Glomerulus macht einen ziemlich rudimentären Eindruck. Von einer Nebennierenfalte kann man hier nicht mehr sprechen, sie war ja auch schon auf den vorher abgebildeten Schnitten sehr klein, wohl aber sieht man medial vom Glomerulus der Urniere einen der Nebennierenfalte entsprechenden dichten Zellcomplex, der ventral mit dem Cölomepithel in Verbindung steht. Auffallend ist, dass sich dieser Zellcomplex noch an einer zweiten Stelle mit dem Cölomepithel in Verbindung setzt, und zwar durch einen Zellstrang, der sich ventral zwischen Glomerulus und Cölomepithel hinzieht, um etwas weiter lateral mit dem Cölomepithel zu verschmelzen. Einen Schnitt durch das Gebiet der Urnierenfalten, etwas weiter caudal, giebt Textfig. 31; sie soll wesentlich über den Situs orientiren, während der mediale Theil der linken Urnierenfalte und das Gebiet zwischen ihr und der Aorta, das uns hier besonders interessirt, bei stärkerer Vergrösserung in Textfig. 31a dargestellt ist. Im Urnierengebiet sind 2 Glomeruli getroffen, bei deren ventral gelegenem man den Uebergang in das entsprechende Urnierenkanälchen sieht. Mir erscheint die schon hervorgehobene Umwandlung des Nebennierencomplexes vor allem wichtig. Anstatt einer compacten Zellmasse erkennt man ein dichtes Netz von Zellsträngen und Gefässe in den Maschen

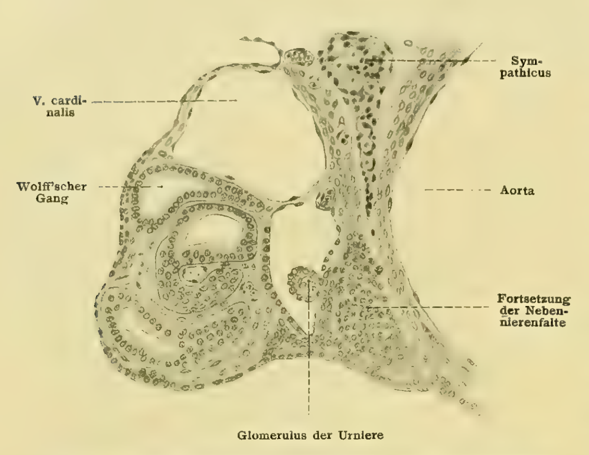


Fig. 30. Schnitt durch das craniale Ende des Urnierengebietes von Embryo 42. Vergr. 200 : . 1.

Fig. 31a.

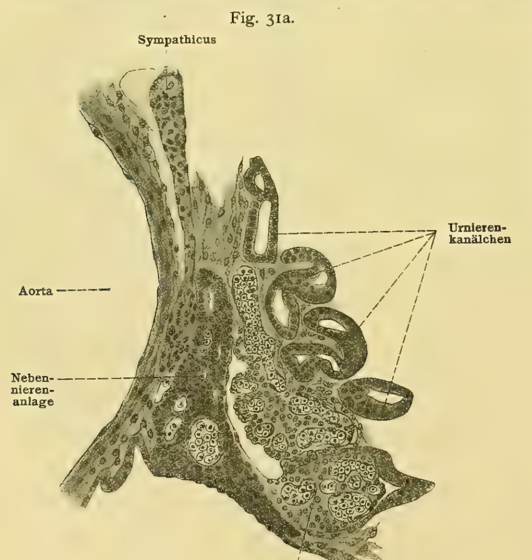


Fig. 31.

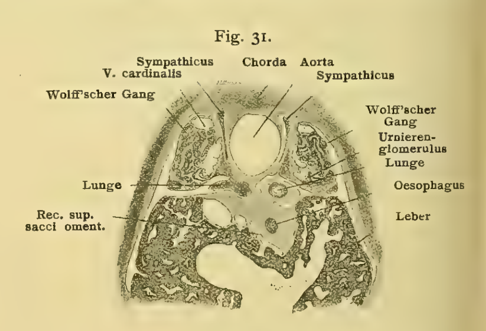


Fig. 31 Schnitt durch die Urnieren und Nebennierenanlagen von Embryo 42. Uebersichtsbild. Vergr. 50 : 1.
Fig. 31a. Schnitt durch die Urnieren und Nebennierenanlagen von Embryo 42. Linke Nebennierenanlage und angrenzender Theil der Urniere. Vergr. 200 : 1.

dieses Netzes. Auffallend ist es weiter, dass das eben beschriebene Gebilde in breiter Ausdehnung mit seiner Basis mit dem Cölomepithel verschmolzen ist. Das weitere Herunterwachsen des Sympathicus zwischen Nebennierenanlage und Aorta wurde bereits vorher betont.

Was die Keimfalten anlangt, so giebt Textfig. 32 ihre Lage auf einem Schnitt, welcher sie annähernd quer getroffen hat, wieder. In Textfig. 33 erscheinen sie gegen ihr caudales Ende hin getroffen, und zwar entsprechend der Biegung des Embryo hier schräg, die rechte Keimfalte in viel weiterer Ausdehnung als die linke. Auf den beiderseits getroffenen Urnierenfalten sind eine ganze Reihe von Trichtern kenntlich, ventral der Beginn des Kloakenhöckers. Die Keimfalte bei stärkerer Vergrösserung giebt Textfig. 33a, um die Vertheilung der Urgeschlechtszellen zu zeigen. Eine solche Geschlechtszelle bei sehr starker Vergrösserung zeigt Textfig. 33b. Die äussere

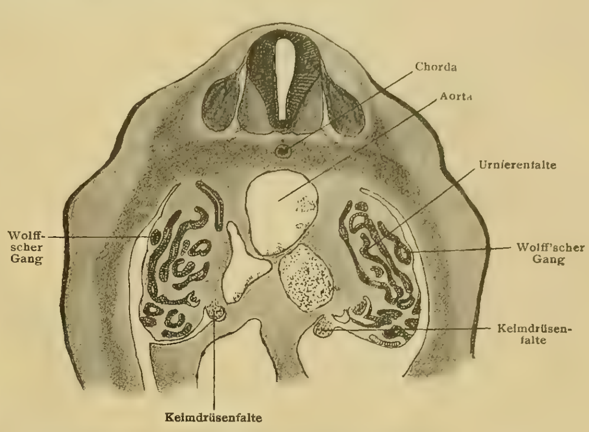


Fig. 32. Schnitt durch Urnieren und Keimdrüsenfalten des Embryo 42. Vergr. 50 : 1.

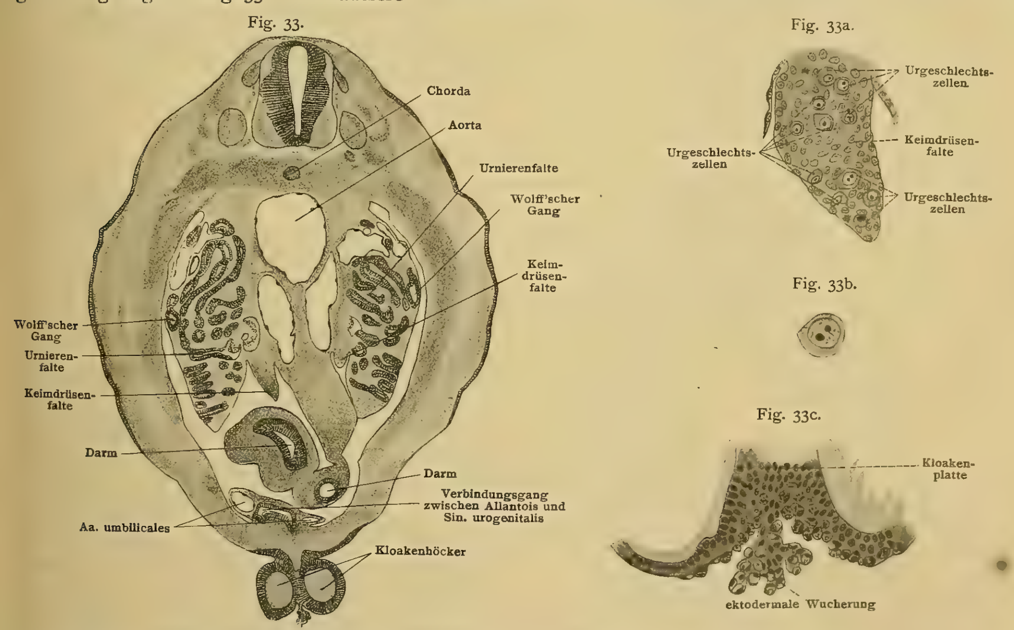


Fig. 33. Schnitt durch den Embryo 42, der die Nierenfalten, die Keimdrüsenfalten und den cranialen Theil des Kloakenhöckers getroffen hat. Uebersichtsbild. Vergr. 50 : 1.
Fig. 33a. Keimdrüsenfalte mit Urgeschlechtszellen. Vergr. 200 : 1.
Fig. 33b. Eine Urgeschlechtszelle. Vergr. 500 : 1.
Fig. 33c. Der ventrale Theil des Kloakenhöckers mit ektodermaler Wucherung. Vergr. 200 : 1.

Gestalt des Kloakenhöckers haben wir schon an den Modellen betrachtet, wir kommen jetzt zu den Schnitten durch denselben; da finden wir noch die Andeutungen einer paarigen Anlage (Textfig. 33); auch dorsal

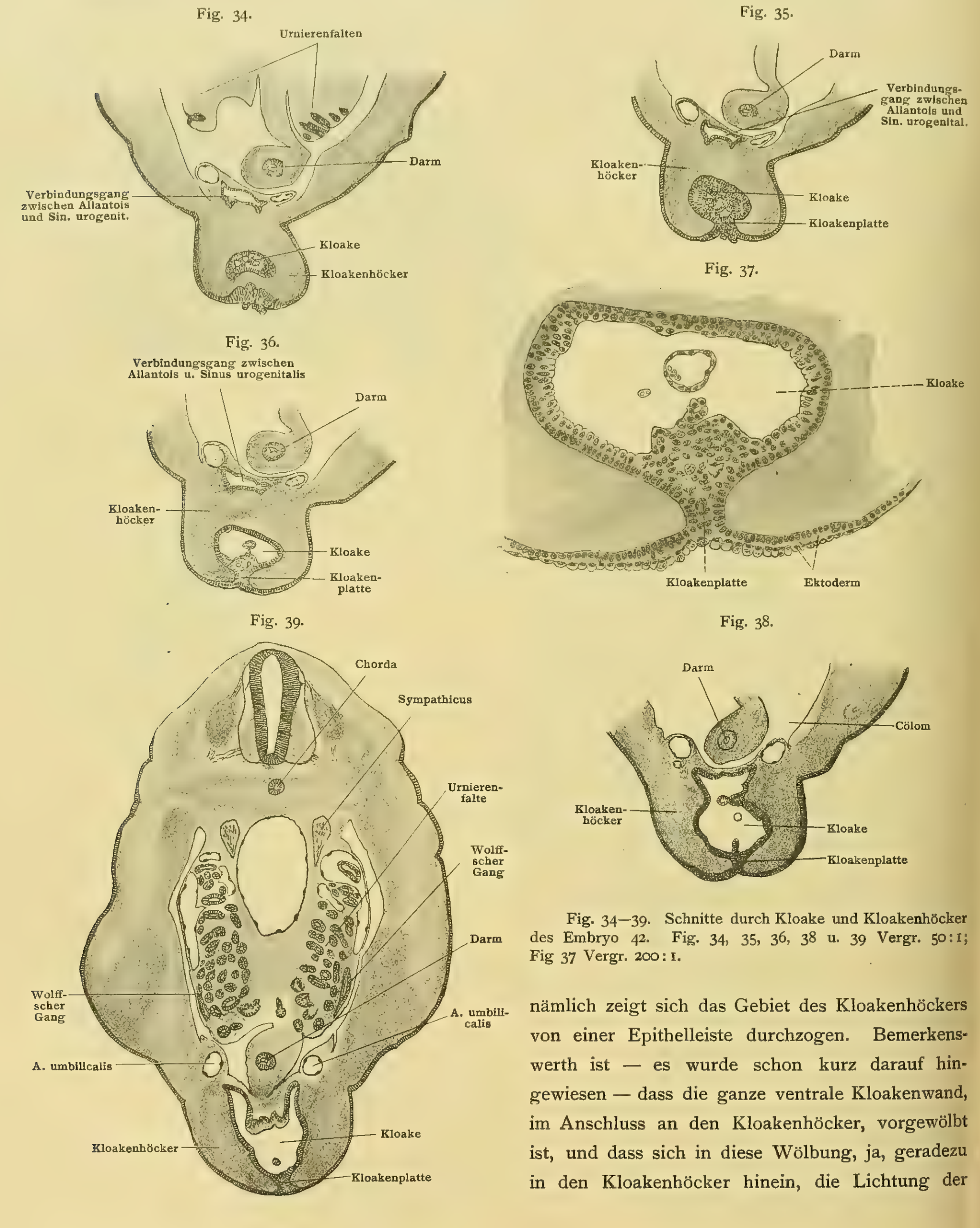


Fig. 34—39. Schnitte durch Kloake und Kloakenhöcker des Embryo 42. Fig. 34, 35, 36, 38 u. 39 Vergr. 50:1; Fig 37 Vergr. 200:1.

nämlich zeigt sich das Gebiet des Kloakenhöckers von einer Epithelleiste durchzogen. Bemerkenswerth ist — es wurde schon kurz darauf hingewiesen — dass die ganze ventrale Kloakenwand, im Anschluss an den Kloakenhöcker, vorgewölbt ist, und dass sich in diese Wölbung, ja, geradezu in den Kloakenhöcker hinein, die Lichtung der

Kloake fortsetzt. Das Epithel zeigt hier eigenthümliche Bildungen, Wucherungen, welche offenbar zur Degeneration führen (Textfigg. 33c, 34, 35, 36, 37, 38). Die Kloakenmembran ist zu einer Kloakenplatte umgewandelt. In die Kloake mündet der Darm, der nicht weit vor seiner Einmündung in die Kloake an einer, auch beim Modelle hervortretenden Stelle im Charakter seines Epithels eine deutliche Aenderung erfährt. Ob diese Stelle der Grenze der Kloake in ihrer ursprünglichen Ausdehnung entspricht, mag dahingestellt bleiben (Textfig. 41). Die Einmündung der Wolff'schen Gänge sieht man in der Textfig. 39. Die Allantois mündet in die Anlage des Sinus urogenitalis und durch diese in die Kloake. Eine Grenze des auch sonst noch nicht abgeschlossenen Gebietes der Harnblase gegen den Stiel der Allantois ist nicht zu geben. Der Schwanzdarm ist zu einem soliden Zellstrang geworden, den man theilweise nur noch schwer gegen die benachbarten Mesodermzellen

Fig. 40.

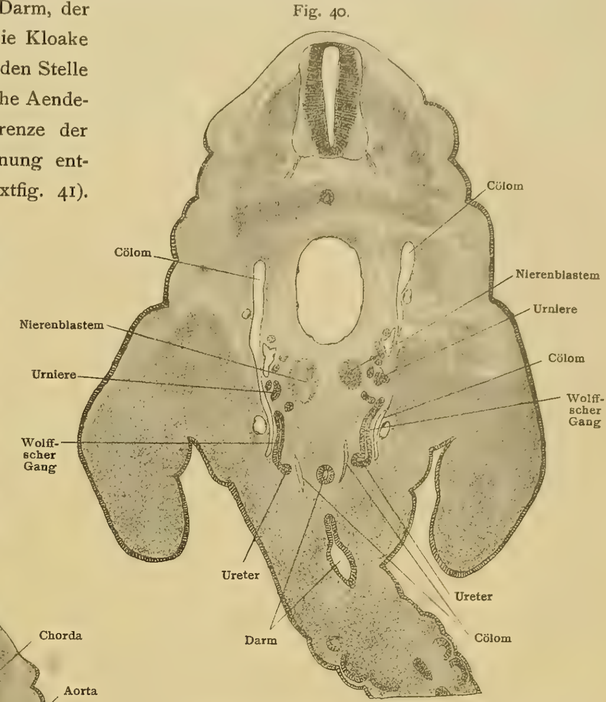
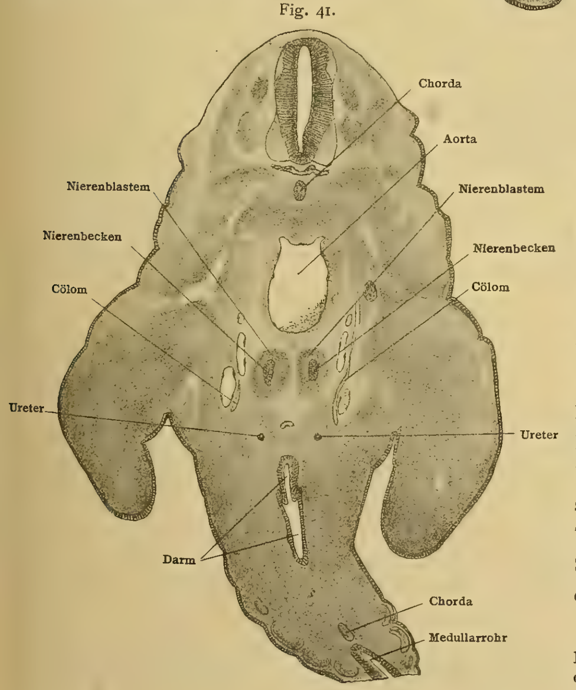
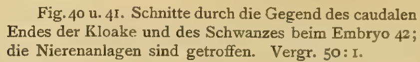


Fig. 41.



abgrenzen kann. Da die Schwanzspitze nicht erhalten ist, kann man nicht entscheiden, ob er sich noch bis dorthin verfolgen liess, und ob vielleicht noch Reste eines Canalis neurentericus vorhanden waren. Die Ureteren münden (Textfig. 41) in die mediale Seite der Wolff'schen Gänge. Sie haben schon eine beträchtliche Länge und endigen in der Anlage des Nierenbeckens, das von einer dichten Kappe mesenchymatöser Zellen, dem Nierenblastem, umgeben ist. Das Nierenblastem schliesst sich unmittelbar an den caudalen Theil der Urniere an (Textfig. 41). Zwei Schichten sind im Nierenblastem nicht gegeneinander abzugrenzen.


Fig. 40 u. 41. Schnitte durch die Gegend des caudalen Endes der Kloake und des Schwanzes beim Embryo 42; die Nierenanlagen sind getroffen. Vergr. 50 : 1.

Noch einige Worte über den Kloakenhöcker, die Kloake und die Kloakenmembran, wie sie sich in Textfig. 33—41 darstellen. Zuerst sei wiederholt darauf hingewiesen, dass der Kloakenhöcker, weil auch seine dorsale Seite von einer Epithelleiste durchsetzt ist — Textfig. 33 beweist das — paarig erscheint. Dann sehen wir, wie in den Kloakenhöcker hinein sich der Hohlraum der Kloake vorwölbt. Wie das geschieht, mag hier im Anschluss an die Umbildungen der Kloakenmembran erläutert werden. Verfolgen wir die Schnitte, wie sie in den Textfig. 33—39 in cranio-caudaler Richtung dargestellt sind. In Textfig. 33 sehen wir den Kloakenhöcker auch dorsal durch eine Epithellamelle in 2 seitliche Hälften getheilt. In der Rinne an der ventralen Seite des Kloakenhöckers erscheint eine eigenthümliche Zellwucherung, welche in Textfig 33c bei stärkerer Vergrösserung dargestellt ist. Die Zellwucherung besteht aus umgewandelten Zellen der Deckschicht der Epidermis, man kann an der rechten Seite den Uebergang der Deckschicht in die gewucherten Zellen deutlich verfolgen. Wir sehen Vacuolen in den Zellen erscheinen, in den Vacuolen treten dann durch Karmin stark tingirte, glänzende Tröpfchen auf; durch eine gewisse Menge protoplasmatischer Substanz werden eine Anzahl dieser Tröpfchen vielfach zusammengeballt, so dass in einer Zellvacuole mehrere Complexe von chromatischen Tröpfchen liegen. Die grossen Vacuolen in den Zellen scheinen aus kleineren, welche miteinander verschmelzen, hervorzugehen. In Textfig. 34 finden wir, getrennt von der verdickten Zellmasse mit ihren Zellwucherungen an der ventralen Seite des Geschlechtshöckers, einen Zellcomplex, in dem auch vacuolisirte Zellen mit stark gefärbten chromatischen Tropfen und Tropfencomplexen nachzuweisen sind. Es erscheint hier durch diesen Prozess eine Lückenbildung in dem Zellcomplex eingeleitet. In Textfig. 35 sehen wir (2 Schnitte von 10 μ weiter caudal) den Zellcomplex im Inneren des Kloakenhöckers mit der Zellverdickung an seiner ventralen Seite in Verbindung getreten. Bei schwächeren Vergrösserungen erscheint es, als bestände zwischen den Zellen beider noch eine scharfe Abgrenzung, doch ist eine solche bei stärksten Vergrösserungen nicht mit Sicherheit zu verfolgen. Zellen mit Vacuolen und chromatischen Tröpfchen finden sich auf der ventralen Seite des Geschlechtshöckers wie im Innern. Im Innern hat die Lückenbildung zugenommen. Drei Schnitte zu 10 μ weiter caudal sind diese Lücken mit dem Hohlraum der Kloake in Verbindung getreten. Auf der ventralen Seite des Kloakenhöckers ist eine seichte Rinne. Sie ist austapezirt von den vacuolisirten Zellen der Deckschicht der Epidermis. Unter diesen Zellen liegt eine Zellplatte, welche nach innen führt und über der ein beträchtlicher Zellcomplex in das Innere der Kloake vorspringt, nach innen hin geradezu in eine kleine Cyste übergehend. Im Innern des eben beschriebenen Zellcomplexes zeigen sich vacuolisirte Zellen mit chromatischen Tröpfchen und beginnende Lückenbildung. Die Zellen, welche die Fortsetzung des Kloakenhohlraumes in den Geschlechtshöcker auskleiden, zeigen auch an der dorsalen Wand deutlich 2 Schichten, auch in der dorsalen Wand findet sich Vacuolenbildung. Es sind diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrösserung in Textfig. 37, welche einen Theil des auf den Schnitt von Textfig. 36 caudal folgenden Schnittes giebt, dargestellt. Die kleine Cyste hat den Zusammenhang mit dem Epithel ventral verloren. Die folgenden Textfiguren (38 und 39) lassen erkennen, wie die Harnblasenanlage und der Sinus urogenitalis in die Kloake übergeht. Eine Frage, welche sehr grosses Interesse hat, scheint mir an den vorliegenden Schnitten nicht zu lösen. Es ist nicht möglich, mit Sicherheit die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm anzugeben. Auf den ersten Blick erscheint es ja einleuchtend, dass der Hohlraum, der sich von der Kloake aus in den Geschlechtshöcker fortsetzt, wie die Kloake von Entoderm ausgekleidet wird; aber ein zwingender Beweis lässt sich dafür nicht geben, wenn sich auch Beobachtungen an dem Embryo 43 und 43a auf die ich später komme, so verwerthen lassen.

Es lässt sich nicht ausschliessen, dass ein Theil des Hohlraumes im Geschlechtshöcker durch die Vacuolisirung von zum Gebiet der Kloakenmembran resp. der Kloakenplatte gehörigen Ektodermzellen

entstanden ist und sich secundär mit dem Kloakenraum in Verbindung gesetzt hat. Die Vacuolisirung der Zellen und das Auftreten der stark färbbaren und glänzenden Granula werden wir freilich für eine solche Auffassung nicht ins Feld führen können, da solche Vorgänge auch im zweifellos entodermalen Bereich der Kloake vorkommen. Mit mehr Recht lässt sich für eine ektodermale oder mindestens zweifelhafte Herkunft eines Theiles dieses Hohlraumes das epitheliale Septum verwerthen, welches von vorn und von der dorsalen Seite des Geschlechtshöckers in das Kloakenlumen vorragt. Zweifellos ist die Ausdehnung des Kloakenhohlraumes auf Kosten der Kloakenmembran erfolgt; ob aber diese Vacuolisirung noch bis in das Gebiet des nicht abgegrenzten ektodermalen Antheils der Kloakenmembran übergreift, ist nicht auszumachen. Fasse ich alles zusammen, so erscheint es mir immerhin wahrscheinlich, dass auch die secundär entstehenden Theile des Kloakenhohlraumes im Gebiete des Entoderms liegen.

Embryo 43.

Der Embryo 43 auf Semon's Tafelfig. 43 erscheint, von der Grösse abgesehen, die freilich von $5^1/_4$ auf $6^1/_2$ mm Nl gestiegen ist, nur wenig weiter entwickelt, wie der Embryo 42, besonders in der Profilansicht ist er ihm noch sehr ähnlich. Die Schnittrichtung ist auf die Umrissskizze Textfig. 42 eingetragen. Die Gegend der Kloake und der grösste Theil des Schwanzes ist leider auf der Serie sehr schlecht erhalten. Die Färbung ist blass und die Abgrenzung der Gewebe gegeneinander daher nur schwer zu erkennen.

Fig. 42.



Fig. 43.

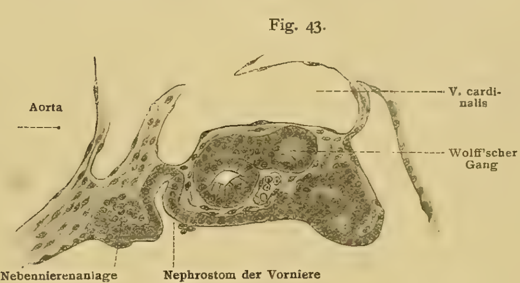


Fig. 44.

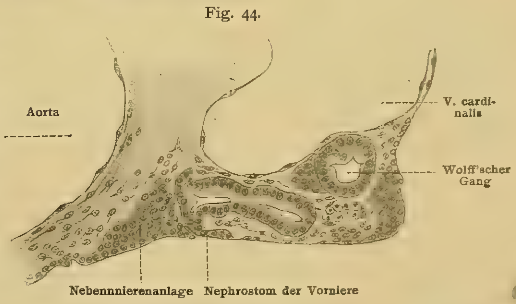


Fig. 42. Umrissskizze des Embryo 43 mit eingetragener Schnittrichtung.

Fig. 43 u. 44. Schnitte durch das Vornierengebiet und die Nebennierenanlage des Embryo 43. Vergr. 200:1.

Eine vom cranialen Theil der Urnierenfalten begrenzte Bucht des Cöloms ist nicht zu erkennen, höchstens kann man von Andeutungen einer solchen sprechen. Nebenfalten und Keimfalten verhalten sich im Wesentlichen wie beim Embryo 42. Die Trichter im Vornierengebiet sind weniger gut entwickelt, also in Rückbildung begriffen. Rechts sind 4 solche Trichter nachweisbar, links auch 4, vielleicht sind noch Reste eines 5. vorhanden. Es wird nach der genauen Schilderung und den vielen Abbildungen, welche ich beim Embryo 42 gegeben habe, genügen, wenn ich hier nur zwei Schnitte durch Vornierentrichter abbilde und erläutere. Textfig. 43 zeigt einen Schnitt durch den ersten deutlichen Vornierentrichter links. Der Trichter ist weit offen, das verdickte Epithel des Trichtereinganges erstreckt sich nicht nur eine Strecke

weit lateral, sondern auch etwas medialwärts. Die Zellverdickung in der Nebenfalte ist gering, wie überhaupt im ganzen Bereich der Vorniere. In der Kuppe der Urnierenfalte erscheinen undeutlich abgegrenzte Zellstränge, welche an zwei Stellen mit dem Cölomepithel in Verbindung stehen. Einen Schnitt durch den dritten Trichter links stellt Textfig. 44 dar. Eine Trichteröffnung habe ich weder auf diesem noch auf den angrenzenden Schnitten erkennen können. Auf der Höhe der Urnierenfalte finden wir nur eine verhältnissmässig geringe Zellverdichtung, die Zellverdichtung im Gebiet der Nebenfalte ist etwas grösser als weiter cranial. Zu bemerken ist für dieses Gebiet noch, dass die cranialsten Enden der Wolff'schen Gänge ganz isolirt sind und durch einen grösseren Zwischenraum von ihrer caudalen Fortsetzung getrennt werden. Die Beziehungen des Sympathicus zu den verdichteten Zellcomplexen in den Nebennierenfalten sind dieselben wie beim Embryo 42. Am Kloakenhöcker sind, soweit ich erkennen kann, noch Spuren der ursprünglich paarigen Anlage vorhanden. Der Hohlraum der Kloake setzt sich in das Gebiet des Kloakenhöckers fort, ganz so, wie ich das bei Embryo 42 beschrieben und durch mehrere Figuren erläutert habe. Auch die eigenthümliche Vacuolisirung der Zellen im Kloakengebiet, von der dort die Rede war, findet sich wieder. Die Wolff'schen Gänge münden in die Kloake, die Ureteren in die Wolff'schen Gänge. Das Nierenbecken hat sich etwas weiter entwickelt. Das Nierenblastem schliesst sich dem caudalen Ende der Urnieren unmittelbar an.

Vom Schwanzdarm sind in den erhaltenen Schnitten in der Nähe der Schwanzspitze geringe, schwer gegen das Mesenchymgewebe abgrenzbare Reste nachzuweisen.

Embryo 43a.

Der nächst ältere Embryo, dessen Serie mir vorlag, ist nach der Bezeichnung etwas älter als 43, ich will ihn mit 43a bezeichnen.

Eine Abbildung desselben erhielt ich nicht, seine grösste Länge betrug nach einer auf dem Etiquette der Serie befindlichen Notiz 6,1 mm, die Kopflänge 4,4 mm. Ich habe das caudale Ende des Embryo theilweise modellirt. Es sei hier (Tafelfig. 10) der Kloakenhöcker dargestellt, dessen Spitze freier zu werden beginnt, man kann hier wohl schon von Geschlechtshöcker (*Gh*) sprechen. In Tafelfig. 10 sehen wir denselben im Profil. Die Schwanzspitze ist abgeschnitten, ebenso die hintere Extremität, deren Lage durch Punktirung angegeben ist. Die Vorniere ist fast ganz verschwunden; das craniale Ende des Wolff'schen Ganges ist links ganz verschwunden, rechts findet sich noch ein unbedeutender Rest; als Spuren der Vorniere finden sich rechts wie links dicht cranial über der Urniere Andeutungen eines Vornierentrichters. In der gleichen Höhe finden wir lateral vom cranialen Ende der Urnierenfalten eine Wucherung des Cölomepithels, welche als die erste Anlage der Müller'schen Gänge aufzufassen ist. Sie erscheint nur auf wenigen Schnitten; ein eigentlicher Gang ist noch nicht gebildet, und nur das Ostium abdominale desselben mit seinen Fimbrien ist angelegt. Es liegt diese erste Anlage des Müller'schen Ganges in einem kleinen, nach cranial kuppelförmig abgegrenzten Raum, in dessen Dach das craniale Ende der Urniere übergeht. Augenscheinlich ist dieser Raum durch Umbildung der Cölomtasche entstanden, welche ich bei Embryo 42 genauer beschrieben und abgebildet habe. Dicht cranial von ihm liegt das caudale Ende der Lunge.

Das craniale Ende der Urniere und der kleine Kuppelraum, in dem wir die Anlage des Ostium abdominale des Müller'schen Ganges finden, ist nach einem Modell in Tafelfig. 11 dargestellt. Man sieht auf der Urnierenoberfläche dorsal auch den Wulst, welcher der ersten Anlage des Müller'schen Ganges entspricht; auch die Lage der cranialsten Nephrostome ist angegeben. Die Bilder, welche die Schnitte geben, sind, da die Schnittrichtung ungünstig ist, nicht sehr deutlich. Ich gebe hier 4 Zeichnungen von

der ersten Anlage der MÜLLER'schen Gänge (Textfig. 45—48). Textfig. 45 und 46 und ebenso 47 und 48 gehören dem gleichen Schnitte an der rechts (Textfig. 46 und 48) den Embryo etwas weiter caudal getroffen hat, als links. Textfig. 45 zeigt das Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges und die Anlagen der Fimbrien. In der Tiefe der Einsenkung ist das Epithel von den darunterliegenden Zellen, welche die Grundlage für den auch im Modell sichtbaren Wulst bilden, nicht scharf zu sondern. Einen Schnitt durch diesen Wulst weiter caudal giebt (rechts) Textfig. 46. Auch hier ist das Cölomepithel von den Zellen des Wulstes nicht zu trennen, sondern hängt auf der ventralen Seite des Wulstes mit diesen Zellen zusammen.



Fig. 45—48. Schnitte durch die erste Anlage des MÜLLER'schen Ganges und die Gegend eben caudal davon beim Embryo 43a. Vergr. 200 : 1.

Weiter caudal zieht das Cölomepithel (Textfig. 47) leicht verdickt aber deutlich abzugrenzen über die Zellanhäufung des Wulstes hinüber. Die Zellen des Wulstes von den Mesenchymzellen der Urniere überall scharf zu trennen, will nicht gelingen. Textfig. 48 geht durch die Gegend, in der der Wulst verschwindet. Wir finden an seiner Stelle eine leichte Verdickung des Cölomepithels.

Der Schwanzdarm ist nicht mehr in Verbindung mit der Kloake und in Rückbildung begriffen. Da die Schwanzspitze fehlt, kann sein Verhalten dort nicht festgestellt werden.

Die Gegend der Kloake ist schlecht erhalten. Auffallend ist, dass in dem Gebiet der Kloakenmembran das Ektoderm sich von dem Epithel, welches die Kloake auskleidet, überall weit abgehoben hat, auch in dem Theil der Kloake, welcher sich in den Geschlechtshöcker fortsetzt. Es spricht das offenbar für eine entodermale Abkunft des Kloakenepithels auch in jenem Gebiet.

Embryo 44.

Echidna 44, von SEMON als Fig. 44 abgebildet, ist wesentlich weiter in der Entwickelung des Urogenitalapparates fortgeschritten als der eben geschilderte Embryo. Die Vorniere ist verschwunden. Das Zwerchfell ist rechts wie links nahezu geschlossen, dicht caudal davon liegt das Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges, dessen cranialer Theil jetzt deutlich gebildet ist. Die Structur der Nebennieren tritt schärfer hervor. An der Urniere finden sich viele, gut ausgebildete Trichter, an denen wahrscheinlich sogar Cilien entwickelt sind.

Die entodermale Kloake ist in Enddarm und Sinus urgenitalis aufgetheilt. Vom Schwanzdarm finden sich nur spärliche Reste, mit dem caudalen Ende von Chorda und Medullarrohr sind

dieselben nicht in Verbindung. Die WOLFF'schen Gänge münden in den Sinus urogenitalis und gerade an ihrer Einmündungsstelle nehmen sie die Ureteren auf, so dass man zweifelhaft sein kann, ob man sagen soll die Ureteren münden schon selbständig in den Sinus urogenitalis, oder sie münden noch eben in das caudalste Ende der WOLFF'schen Gänge. Das Nierenbecken hat vielfache Sprossen getrieben; in dem das Nierenbecken umgebenden Nierenblastem differenziren sich die Nierenkanälchen. Da dieselben noch nicht mit den Sprossen des Nierenbeckens in Verbindung getreten sind, lässt sich an diesem Embryo mit aller Klarheit ihr vom Nierenbecken selbständiger Ursprung erkennen. Textfig. 49 giebt den Schnitt durch einen Theil der linken Nierenanlage. In der Figur (oben) sehen wir das Cölomepithel über die Nierenanlage hinziehen, dann kommt eine dünne Schicht ziemlich lockeren Gewebes und nun die eigentliche Nierenanlage. Es sind zwei Sprossen des Nierenbeckens getroffen, beide umgeben von dunkel gefärbten Nierenblastem. In diesem Nierenblastem sehen wir bei dem rechtsgelegenen Nirenbeckenspross, unten in der Figur, sich die excretorischen Kanälchen der Niere, die Nierenkanälchen mit den Anlagen der hier noch nicht gesonderten Glomeruli herausbilden. Sorgfältiges Studium — ich habe alle Schnitte der Serie gezeichnet — ergiebt, dass diese Anlagen ganz selbständig von der Anlage des Nierenbeckens und seiner Sprossen sind. Ebenso bestätigen die späteren Stadien, besonders die Befunde bei den Embryonen 45 und 45a, dass der excretorische Theil des Nierenparenchyms selbständig und nicht von der Anlage des Nierenbeckens aus entseht. Somit habe ich bei *Echidna* durchaus entsprechende Befunde wie SCHREINER[1]) bei anderen Säugern und den von ihm untersuchten Sauropsiden. Uebrigens habe ich schon früher in einer von S. WEBER[2]) verfassten Doctorarbeit darauf hinweisen lassen, dass die Harnkanälchen selbständig von den Nierengangästen entstehen.

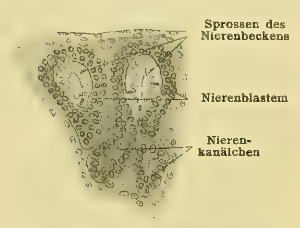


Fig. 49. Schnitt durch einen Theil der linken Nierenanlage des Embryo 44, der die selbständige Anlage der Glomeruli und der secernirenden Nierenkanälchen zeigt. Vergr. 200 : 1.

Nach den schönen Untersuchungen von SCHREINER, welche die Frage erschöpfend behandeln, und aus denen man sich auch leicht über die Literatur orientiren kann, halte ich es für unnötig auf diese Entwickelungsvorgänge näher einzugehen.

Der Sinus urogenitalis ist im Begriff sich zu eröffnen, die Afteranlage ist noch geschlossen. Gerade diese Verhältnisse kommen an einem 50 : 1 gearbeiteten Modell gut heraus. Tafelfig. 12 zeigt, nach demselben dargestellt, die Gegend zwischen den beiden hinteren Extremitäten von der ventralen Seite gesehen. Der Schwanz ist dem schon recht stattlichen Genitalhöcker, der dementsprechend eine ziemlich breite, flache Rinne zeigt, ventral dicht angelagert. Er ist in der Figur 11 an seiner Wurzel abgeschnitten dargestellt. Die Kuppe des Genitalhöckers erscheint dreibuckelig. In der lateralen Ansicht des Modells sieht man (Tafelfig. 12a), dass die Kloake ganz aufgetheilt ist.

Embryo 45.

Der Embryo 45, von SEMON als Textfig. 45 abgebildet, ist nicht sehr viel weiter entwickelt, als der eben beschriebene, da ich ausserdem ein sehr ähnliches Stadium, dessen caudalen Theil ich modellirt habe, als Embryo 45a genauer beschreiben und durch Abbildungen erläutern werde, begnüge ich mich mit einigen

1) SCHREINER, K. E., Ueber die Entwickelung der Amniotenniere. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXI, 1902.
2) WEBER, SIEGFRIED, Zur Entwickelungsgeschichte des uropoëtischen Apparates bei Säugern u. s. w. — SCHWALBE's Morph. Arbeiten Bd. VII, 1897 auch FREIBURGER med. Diss. Jena 1897.

kurzen Bemerkungen. Ich stelle fest, dass beim Embryo 45 die Ureteren jetzt selbständig in den Sinus urogenitalis ausmünden, freilich noch dicht neben den WOLFF'schen Gängen. Der Sinus urogenitalis — eine Kloake ist natürlich auch bei diesem Embryo nicht vorhanden — bricht nach aussen durch. Der MÜLLER'sche Gang ist angelegt und auf einigen Schnitten — leider ist diese Gegend gerade verletzt — zu verfolgen.

Embryo 45a.

Von dem Embryo 45a liegt mir keine Abbildung vor; die Serie ist bezeichnet: „*Echidna* Embryo etwa wie 45, grösste Länge 7,7 mm, Kopflänge 5 mm." Der Embryo 45 hatte eine Länge von 11 mm, eine Kopflänge von 5,5 mm. Der Embryo 45a muss also stärker zusammengekrümmt gewesen sein, als Embryo 45, außerdem wohl etwas kleiner.

Tafelfig. 13 zeigt den Geschlechtshöcker (*Gh*) und den Schwanz (*Schw*) von der linken Seite, Sinus urogenitalis (*S. urg*), Darm (*D*), WOLFF'scher Gang (*W. G*) und Ureter (*Ur*) sind freigelegt. Tafelfig. 14 stellt einen sagittalen Medianschnitt durch Geschlechtshöcker, das Ende des eben eröffneten Sinus urogenitalis und den nach aussen noch abgeschlossenen Darm dar. Es ist klar, dass die entodermale Kloake ganz aufgetheilt ist, es beginnt sich sogar schon das Ektoderm in der Anogenitalgegend ein wenig einzusenken und so die Bildung der definitiven, ektodermalen Kloake einzuleiten. Was die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm anlangt, so liegt sie für den Darm unzweifelhaft in der noch bestehenden Verschlussmembran (*A. M*). Soweit der Sinus urogenitalis sich eröffnet hat, liegt diese Grenze am Rande der Oeffnung. Wie aber ist die Zellmasse anzusprechen, welche vor dieser Oeffnung in der medianen Sagittalebene des Geschlechtshöckers liegt? Der unmittelbar vor der Oeffnung des Sinus urogenitalis gelegene Theil beginnt sich in der Mitte im Zusammenhange mit dem Lumen des Sinus urogenitalis auszuhöhlen. Man wird die hier liegenden Zellen mit einiger Wahrscheinlichkeit für Entoderm ansprechen, weiter nach der Spitze des Geschlechtsgliedes hin dürfte die Zellverdickung durch Ektoderm gebildet sein, in das Entodermzellen ohne scharfe Grenze übergehen. Eine genaue Grenze lässt sich nicht angeben. Tafelfig. 15 zeigt die dicht nebeneinander gelegenen Einmündungen der WOLFF'schen Gänge (*W. G*) und der Ureteren (*Ur*) in den Sinus urogenitalis (*S. urg*) von caudal her gesehen und die gegenseitige Lage dieser Gebilde. Die

Fig. 50a.

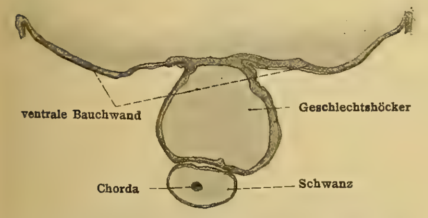


Fig. 50b.

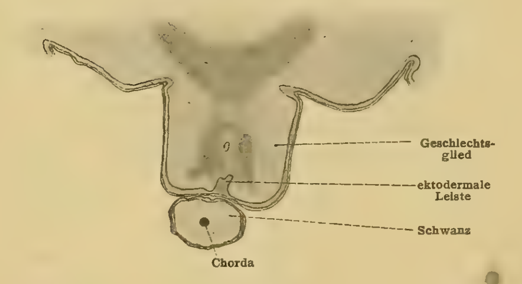


Fig. 50a u. b. Schnitte durch Darm, Sinus urogenitalis, Geschlechtsglied und Schwanz des Embryo 45a. Vergr. 50 : 1.

Ureteren münden noch dicht medial neben den Einmündungsstellen der WOLFF'schen Gänge in den Sinus urogenitalis. In den kleinen Schwanz hinein reicht am weitesten die Chorda, erst entfernter von der Schwanzspitze trifft man die ganz rudimentäre Medullaanlage.

Die Textfiguren 50a—h geben einige Schnitte durch das Geschlechtsglied, den sich eröffnenden Sinus urogenitalis und den Schwanz. Fig. 50a liegt am weitesten cranial, da der Schwanz mit der Spitze

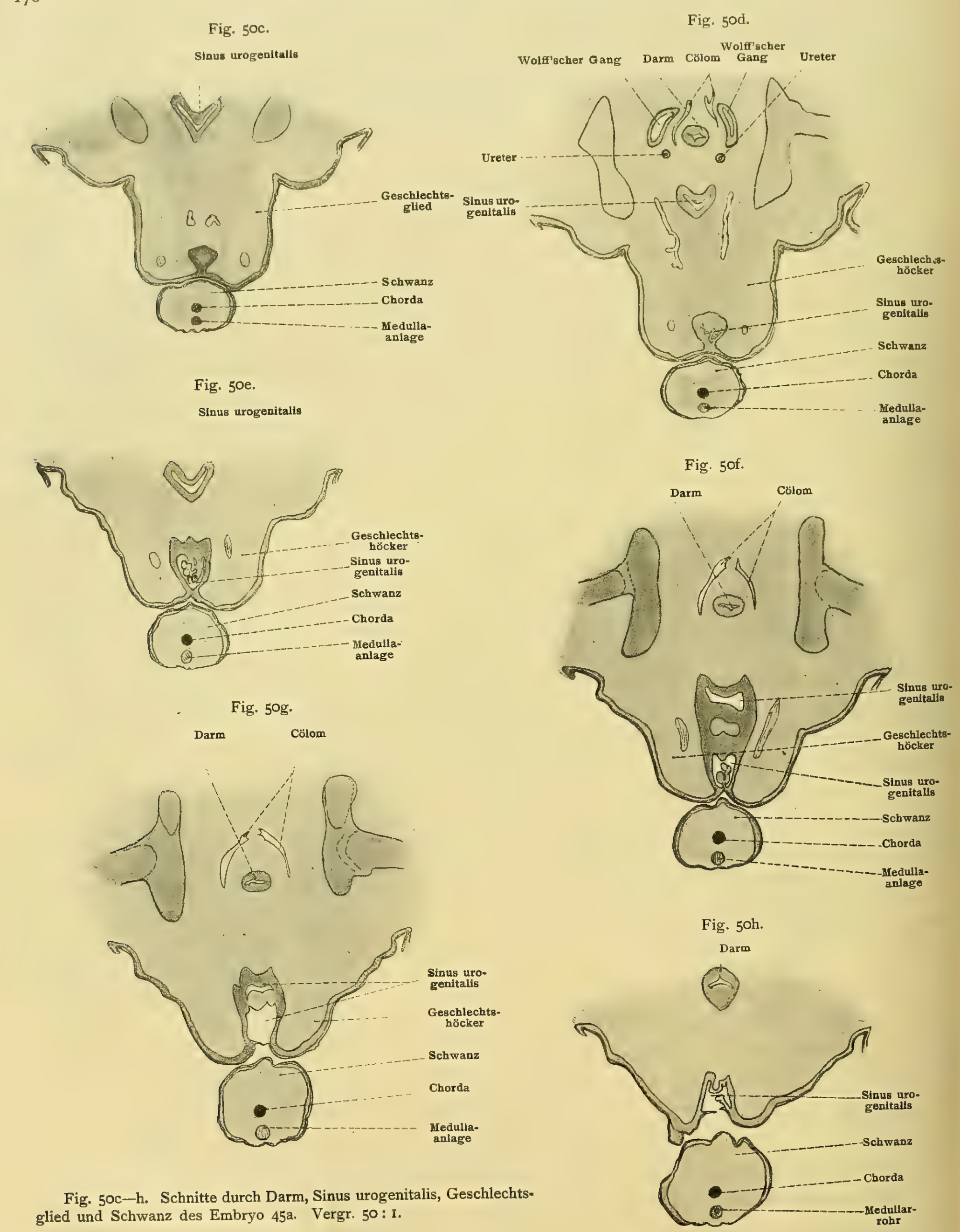


Fig. 50c—h. Schnitte durch Darm, Sinus urogenitalis, Geschlechtsglied und Schwanz des Embryo 45a. Vergr. 50 : 1.

cranial schaut, für diesen am weitesten caudal. Im Schwanz erkennt man die Chorda. Das Geschlechtsglied ist, wie die ventrale Bauchwand, welche in der Ausdehnung zwischen den beiden hinteren Extremitäten dargestellt ist, vom Ektoderm überzogen, dessen obere Schicht sich zum Epitrichium umgebildet hat. 11 Schnitte von 10 μ weiter caudal erkennen wir Fig. 50b auf der dem Schwanz zugekehrten Seite des Geschlechtsgliedes eine epitheliale Leiste; sie gehört offenbar dem Ektoderm an. Noch 5 Schnitte weiter, Textfig. 50c, finden wir anstatt dieser Zellleiste eine grössere, dreieckige mit der Basis nach oben gerichtete Zellmasse, deren Zellen sich im Innern zu lockern beginnen. Ob diese Zellen noch zum Ektoderm oder zum Entoderm gehören, kann nicht entschieden werden, die centralen und die dorsal gelegenen gehören wohl dem Entoderm an. Auf dem Durchschnitt durch den Schwanz erkennt man dorsal von der Chorda die Rudimente des caudalen Medullarrohrendes. In Textfig. 50d, 3 Schnitte weiter, finden wir bereits einen Hohlraum in der Zellmasse im Geschlechtshöcker, der in Textfig. 50e (5 Schnitte) und 50f, 8 Schnitte weiter, noch deutlicher geworden ist. Textfig. 50g und h, 4 resp. 8 Schnitte weiter als Fig. 50f, zeigen den Sinus urogenitalis kurz vor und im Moment der Eröffnung. Darauf folgen dann Schnitte durch den ganz kurzen primitiven Damm. Diese Schnitte zeigen rechts und links von der Mitte eine ektodermale Epithelverdickung, die vielleicht auf die allererste Anlage der Cowper'schen Drüsen zu beziehen ist. Auch beim Embryo 45 sind solche Epithelverdickungen vorhanden. Schliesslich folgen Schnitte durch den noch nach aussen abgeschlossenen Anus, wenn wir die Stelle so nennen dürfen, welche der Einmündung des Darmes in die spätere Kloake entspricht.

Die Pleurahöhle steht bei dem Embryo 45a eben noch in Verbindung mit der Peritonealhöhle und zwar rechts durch einen etwas weiteren Spalt als links. Da mich die Beziehungen des oberen Endes der Urniere und des Müller'schen Ganges zum Abschluss der Pleurahöhle interessirten, habe ich diese Gegend bei 100facher Vergrösserung in einem besonderen Modell dargestellt. Dasselbe ist in Tafelfig. 16a schräg von oben, in Tafelfig. 16b von unten her gezeichnet.

Tafelfig. 16a zeigt, dass die Verbindungsöffnungen der Pleura mit der Peritonealhöhle (*Vb.z.Pr*) nicht ganz caudal, sondern noch in der vorderen Wand der Pleurahöhle liegen. In der linken Pleurahöhle war die Lunge noch durch eine Pleuraduplicatur (*Lig.pulm*) und dazwischenliegendes Bindegewebe mit dem vorderen medialen Winkel der Pleurahöhle verbunden, diese Verbindung ist durchgeschnitten und die caudale Spitze der Lunge ist entfernt. Caudal von der Verbindungsöffnung der Pleurahöhle mit der Peritonealhöhle sieht man rechts und noch deutlicher links einen Wulst. Diesem Wulst entspricht — wenn wir das Modell (Tafelfig. 16b) von der caudalen Seite betrachten, tritt das sofort hervor — ein flach kuppelförmiger Raum, in welchem das craniale Ende der Urniere (*Un*) und die abdominale Oeffnung des Müller-schen Ganges (*Ost.abd.M.G*) liegt. In der Tafelfig. 16b sehen wir in der Mitte die Aorta (*Ao*) durchgeschnitten, rechts und links von ihr die Durchschnitte durch die caudalen Enden der rechten und linken Pleurahöhle, dorsal von der Aorta die Chorda dorsalis (*Ch*). Rechts und links in der Figur erkennen wir die Oeffnungen, welche Peritoneal- und Pleurahöhle verbinden (*Vb.z.Pl*), jetzt von der peritonealen Seite aus. Auf der linken Seite der Figur (und des Embryo) ist das obere Ende der Urniere (*Un*) mit dem Müller'schen Gang (*M.G*) in situ dargestellt, rechts ist das craniale Ende der Urniere entfernt und nur das cranialste Ende des Müller'schen Ganges, sein Ostium abdominale (*Ost.abd.M.G*), in seiner Lage belassen.

Schnitte durch die Stelle, an der die rechte Pleurahöhle mit der Peritonealhöhle in Verbindung steht und durch die unmittelbare Nachbarschaft zeigen die Textfigg. 52a—52g; Textfig. 51 giebt als Einleitung dazu einen Ueberblick über den ganzen Situs. Textfig. 51 stellt den Schnitt cranial von der Verbindung der rechten Pleurahöhle mit der rechten Peritonealhöhle dar. In den Pleurahöhlen sind die caudalen Lungenspitzen, in der Peritonealhöhle Magen, Darm, Leber, Pankreas und Urniere getroffen. Auf der

linken Seite sind wir schon caudal von der Verbindung von Pleura- und Peritonealhöhle. Der Schnitt geht hier durch das Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges. Textfig. 52a stellt einen Theil des Schnittes 51 stärker vergrössert dar, und zwar den Bezirk dorsal von der rechten Urniere.

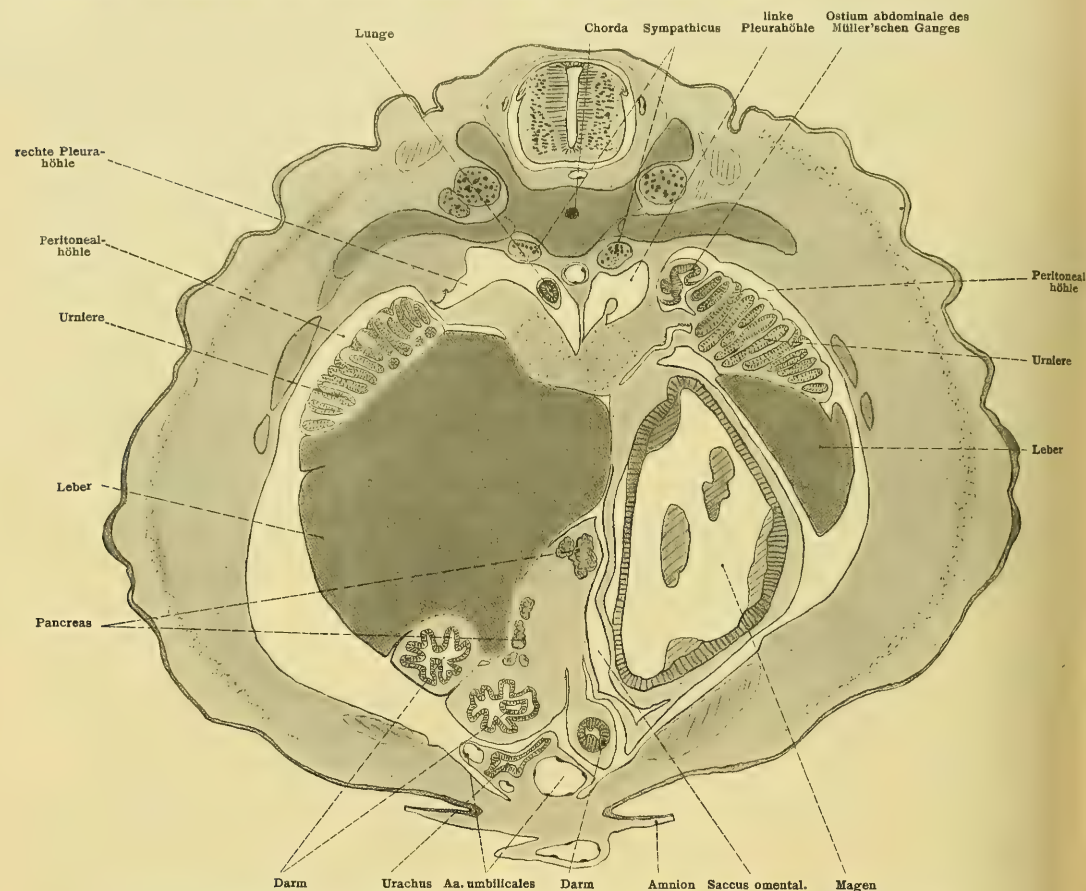


Fig. 51. Querschnitt durch den Embryo 45a, 10 μ cranial von der Verbindung der rechten Pleurahöhle mit der rechten Peritonealhöhle. Vergr. 50 : 1.

Textfig. 52b und 52c geben die beiden durch Verbindung zwischen Pleura- und Peritonealhöhle gehenden Schnitte selbst. In Textfig. 52b ist die Bucht, in der das craniale Ende des MÜLLER'schen Ganges liegt, gerade tangirt, in Textfig. 52c in dem entsprechenden Raum bereits das craniale Ende des MÜLLER'schen Ganges angeschnitten. Auf den beiden nun folgenden Schnitten, Textfig. 52d und 52e, ist die Verbindung von Pleura- und Peritonealhöhle nicht mehr vorhanden, dagegen tritt die Bucht, in welcher das craniale Ende des MÜLLER'schen Ganges liegt, mit der übrigen Peritonealhöhle in Verbindung. In Textfig. 52f und 52g, zwei resp. fünf Schnitte weiter caudal, schliesst sich der MÜLLER'sche Gang und legt sich der Urniere an; er endet eine Strecke weiter caudal, durchaus selbständig, ohne mit dem Cölomepithel oder mit dem Mesoderm zu verschmelzen.

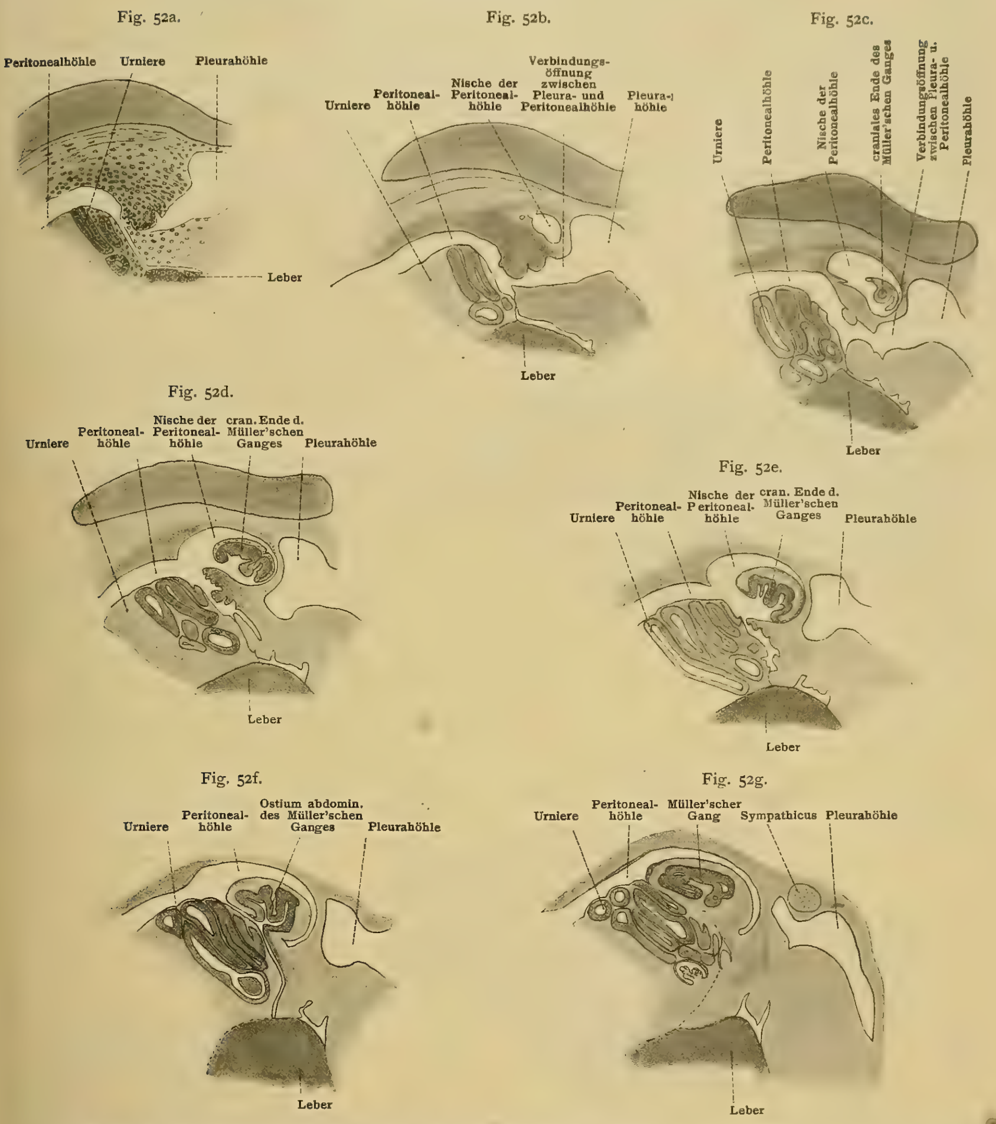


Fig. 52a—g. Schnitte durch die Gegend, in der die Pleurahöhle am längsten mit der Peritonealhöhle in Verbindung bleibt mit dem cranialen Ende des MÜLLER'schen Ganges und der Urniere. Vergr. 75 : 1.

Echidna-Embryo 46.

Den Embryo 46 hat SEMON als Fig. 46 abgebildet. Ich habe einen Theil seines caudalen Endes modellirt. Eine Darstellung des Modells von vorn giebt Tafelfig. 17. Der Schwanz ist abgeschnitten, und über der abgeschnittenen Schwanzwurzel (*Schww*) blickt man in die Kloakenöffnung (*Oe. Kl*), über der sich

dann wiederum das Geschlechtsglied erhebt. Rechts und links vom Geschlechtsglied sehen wir eine nicht unbedeutende Falte, während noch weiter lateral sich die hier abgeschnitten dargestellten Extremitäten erheben. Der Geschlechtshöcker erscheint in der Ansicht von vorn dreilappig. Jeder der beiden seitlichen Lappen aber zeigt in seinem Inneren schon eine weitere Theilung. Dieselbe tritt in diesem Stadium, in welchem das dicke Ektoderm dieser Gegend die Modellirung verdeckt, noch nicht äusserlich hervor, wohl aber sehr deutlich in dem Modell, welches ich von dem Mesodermkern des Geschlechtsgliedes gearbeitet habe (*Pp*). Wir sehen das an den Tafelfigg. 18a und 18b, welche dieses Modell von vorn und von unten darstellen. In Tafelfig. 18b mache ich auf die Breite der Rinne aufmerksam, welche auf der Unterseite des Geschlechtsgliedes zu erkennen ist (*v. R*).

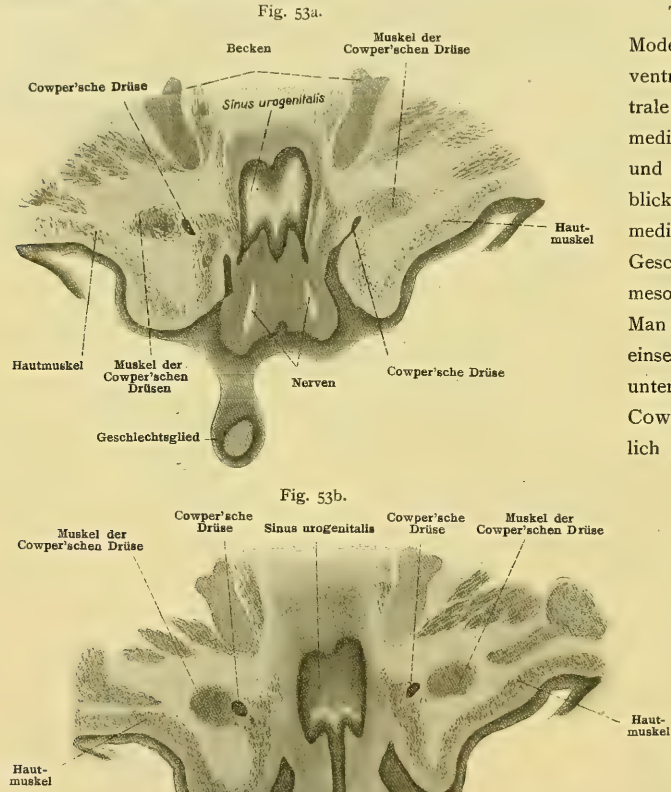


Fig. 53a u. b. Schnitte durch das untere Ende des Sinus urogenitalis und die Anlagen der Cowper'schen Drüsen des Embryo 46. Die Schnitte gehen dicht caudal vom Geschlechtsglied, das links in den Figuren (entsprechend der rechten Seite des Embryo) noch getroffen ist. Es ist die ventrale Körperwand zwischen den hinteren Extremitäten zur Darstellung gebracht. Vergr. 40 : 1.

Tafelfig. 19 zeigt einen Theil des Modelles, das in Tafelfig. 17 von der ventralen Seite dargestellt ist. Der ventrale Theil des Modelles ist in der medialen Sagittalebene durchgeschnitten und die rechte Seite ist dargestellt. So blicken wir von links her auf das medial und sagittal durchgeschnittene Geschlechtsglied (*Ggld*), aus wechem der mesodermale Kern herauspräparirt ist. Man sieht die beginnende Präputialeinsenkung (*Prp*) und, wo diese nach unten hin verschwindet, die Anlage der Cowper'schen Drüse (*C. Dr*), einen ziemlich gleichmässigen, aus dem Ektoderm entspringenden epithelialen Zellstrang, der an seinem Ende erst wenig verdickt ist. Dieses Ende legt sich an einen in dieser Figur nicht sichtbaren, Zellcomplex an, der die aus dem Hautmuskel stammende Anlage der charakteristischen Musculatur der Drüse darstellt. (Vergl. Tafelfig, 20 (*M. d. C. Dr*) und Textfig. 53a und b). Unter dem Geschlechtsglied kommen wir in die Oeffnung der neugebildeten ektodermalen Kloake (*ekt. Kl*). An der Bildung der oberen Wand dieses Hohlraumes kann das Entoderm übrigens noch mitbetheiligt sein; doch reicht es ventral wohl nicht

wesentlich über die Linie hinaus, welche den Ursprung der beiden Anlagen der COWPER'chen Drüsen miteinander verbindet. An der unteren Wand ist die Grenze von Ektoderm und Entoderm durch die Einmündungstelle des Darmes in die Kloake gegeben. Der primitive Damm (*pr. Dmm*), der untere Rand des Spornes, welcher Sinus urogenitalis und Darm trennt, liegt schon ziemlich tief. Während die Symphyse des Beckens (*Sphs*) noch in der medianen Sagittalebene durchgeschnitten ist, wurde der unter und hinter ihr gelegene Theil des Sinus urogenitalis (*S. urg*) und Darmes (*D*) von aussen her freipräparirt dargestellt. Man sieht den unteren Theil des hinter der Symphyse gelegenen Abschnittes des Sinus urogenitalis beträchtlich erweitert. Hinten sind an ihm bereits die Genitaltaschen (*G. t*) angelegt, in welche wir aber erst den WOLFF'schen Gang (*W. G*) einmünden sehen, während der MÜLLER'sche Gang noch weit cranial von dieser Gegend endet. Auch die Ureterenpapille, auf deren Gipfel die beiden Ureteren in den Sinus urogenitalis münden, ist bereits angelegt. Man sieht die Ureteren (*Ur*) in der Ansicht des Modelles von craniodorsal, wie es als Tafelfig. 20 dargestellt ist, und erkennt, dass sie gegenüber den WOLFF'schen Gängen annähernd ihre definitive Lage angenommen haben.

In der gleichen Ansicht erkennt man die Anlagen der COWPER'schen Drüsen (*C. Dr*) und sieht, wie ihr freies Ende sich von der medialen Seite an die schon erwähnte Muskelanlage (*M. d. C. Dr*) schmiegt. Die mitgetheilten Schnitte, Textfigg. 53a und 53b beweisen auch, dass diese Muskulatur von dem Hautmuskel abstammt. Das Zwerchfell ist geschlossen. Die Genitaldrüse ist wohl noch als indiffernt zu bezeichnen. Von den Glomeruli der Urniere sprossen epitheliale Stränge gegen den Hilus der Genitaldrüse vor.

Eine vollständige Darstellung der sehr schwierigen Entwickelung der sogenannten Sexualstränge der Urniere und eine Entscheidung der vielen strittigen Fragen auf diesem Gebiet ist an dem vorliegenden Material nicht möglich. Will man auf diese Dinge eingehen, so muss man reichliches Vergleichsmaterial an anderen Säugern heranziehen, was im Rahmen dieser Arbeit nicht angeht. Die Nebenniere, über deren frühe Stadien bei Embryo 40, 41 und 42 berichtet wurde, ist beim Embryo 46 ein wohl abgegrenztes und charakterisirtes Organ, doch ist der Sympathicus noch nicht in sie hineingedrungen; das geschieht, wie wir ausführlicher besprechen und durch Abbildungen erläutern werden, erst viel später (vergl Embryo A Stadium 50). Die Niere zeigt in den tieferen Lagen der Rinde einige wenige annähernd fertig gebildete Glomeruli.

Beuteljunges 46—47.

Als Beuteljunges 46—47 bezeichne ich seiner Organisation nach, besonders mit Rücksicht auf die Entwickelung des Urogenitalapparates, ein Thierchen, das mir von SEMON mit der Bezeichnung „N. 3 zwischen 45 und 46 (ohne Kopf)" zugesandt wurde.

Dass es sich um ein Beuteljunges handelt, geht aus dem Verhalten des Nabels hervor, der bereits geschlossen ist. Nur noch Spuren des Allantoisstieles lassen sich durch den Nabel hindurch verfolgen. Textfig. 54a—c geben die beweisenden Schnitte, die andererseits wohl auch darthun, dass das Thierchen noch nicht lange ausgeschlüpft war. Tafelfig. 54a zeigt den Durchtritt des Allantoisstieles durch die mesodermalen Theile der Bauchwand. Die Epidermis über dieser Stelle ist stark verdickt. Sechs Schnitte (von 15 μ) weiter caudal sehen wir ventral im Epithel (Textfig. 54b bei *x*) die Reste des ausserembryonalen Theiles des Allantoisstieles, in der mesodermalen Bauchwand selbst den Urachus. Noch 7 Schnitte weiter caudal ist dann schon der Apex der Blasenanlage getroffen, während im Epithel der Bauchwand wieder die Reste des Allantoisstieles zu erkennen sind.

Da das Beuteljunge 46—47 keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem als Beuteljunges 47 alsbald zu schildernden darbietet, sich auch, was den Urogenitalapparat anlangt, wenn wir von den Fortschritten seiner Nierenentwickelung, welche sich in der starken Zunahme der Glomeruli und in der Wachsthumszunahme der Niere aussprechen, nicht zu sehr von dem Embryo 46 unterscheidet, begnüge ich mich hier mit einigen kurzen Notizen. Die Keimdrüse ist noch indifferent, die MÜLLER'schen Gänge erreichen den Sinus urogenitalis noch nicht. Die Urniere ist noch ein stattliches Organ. In der Nierenrinde, welche, wie bereits hervorgehoben wurde, stark gewachsen ist, finden wir gegen das Centrum hin eine grössere Anzahl wohl ausgebildeter Glomeruli, peripher alle Entwickelungsstadien dieser Gebilde. Die ektodermale Kloake ist tiefer geworden. Die COWPER'schen Drüsen haben mehr Körper gewonnen. Textfig. 55a und 55b zeigen uns Schnitte, welche die COWPER'sche Drüse erkennen lassen. Im Geschlechtsgliede erscheint Textfig. 55a der Musculus retractor, er steht in diesem Stadium, wie die Abbildung beweist, mit dem Hautmuskel in Zusammenhang und stammt zweifellos aus demselben ab. Auch die Muskulatur der COWPER'schen Drüsen zeigt noch auf den beiden abgebildeten Schnitten Zusammenhang mit ihrem

Fig. 54a. Fig. 54b.

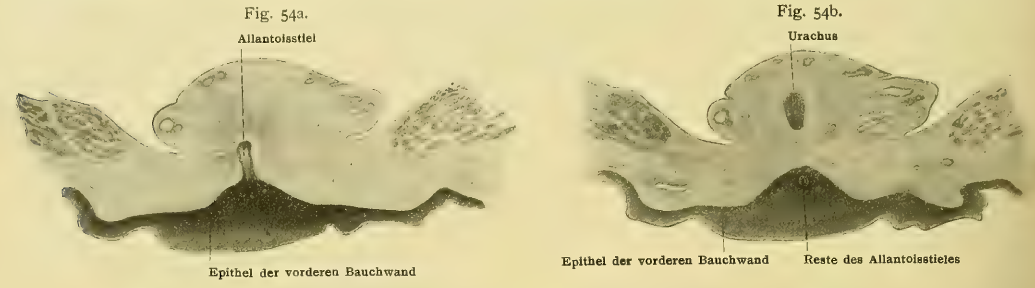


Fig. 54c.

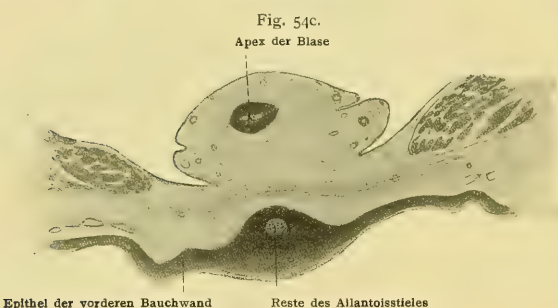


Fig. 55a.

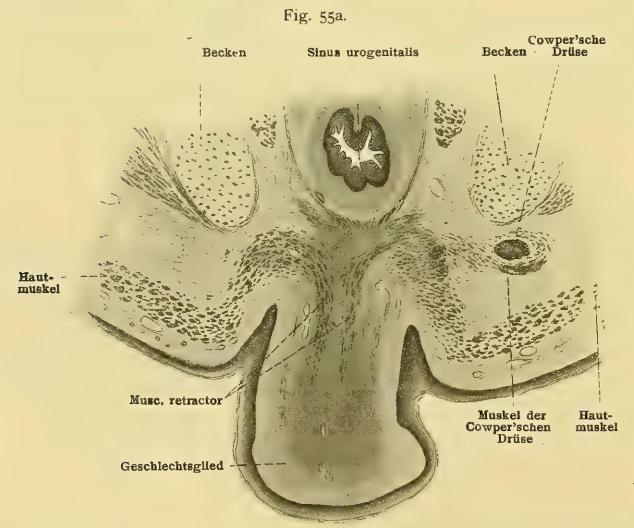


Fig. 54a—c. Drei Durchschnitte durch die vordere Bauchwand des Beuteljungen No. 3, 46—47, um das Durchtreten des Urachus durch dieselbe und seine Reste im Epithel der Bauchwand zu zeigen. Vergr. 40 : 1.

Fig. 55a. Schnitt durch das Geschlechtsglied mit M. rectractor resp. Corpus fibrosum, die COWPER'schen Drüsen und den Sinus urogenitalis des Beuteljungen No. 3, 46—47. Vergr. 40 : 1.

Mutterboden dem Hautmuskel. Auf der Textfig. 55b erkennt man auf der rechten Seite, wie der Ausführungsgang der COWPER'schen Drüse den Hautmuskel im Gebiet der ektodermalen Kloakeneinstülpung durchsetzt. Auf diesem Schnitte, der 10 Schnitte von 15 μ weiter caudal gelegen ist, als der in Textfig. 55a dargestellte, ist nicht mehr der M. retractor, sondern die Anlage des Corpus fibrosum getroffen.

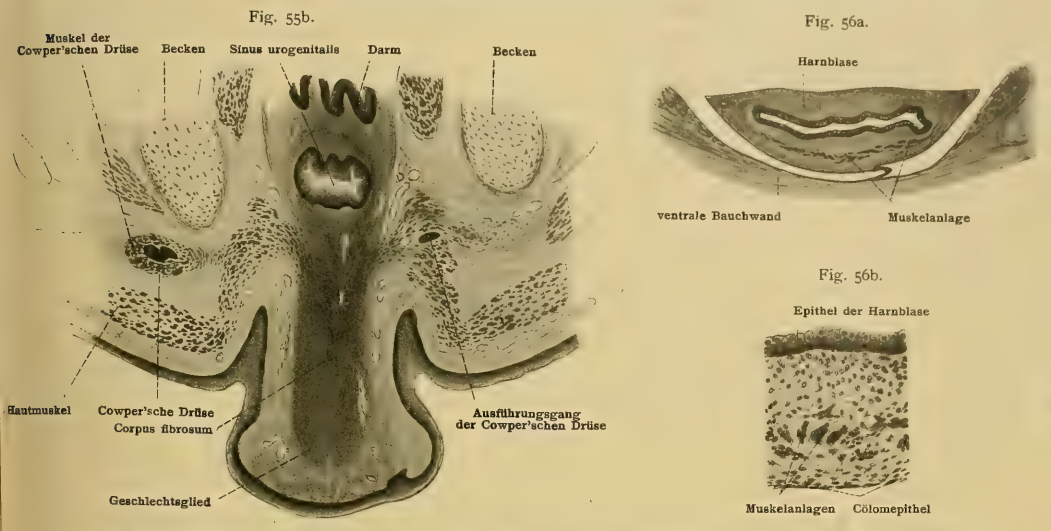


Fig. 55b. Schnitt durch das Geschlechtsglied mit Corpus fibrosum, die COWPER'schen Drüsen und den Sinus urogenitalis des Beuteljungen No. 3, 46—47. Vergr. 40 : 1.

Fig. 56a. Schnitt durch die Harnblase und die angrenzenden Theile der ventralen Bauchwand des Beuteljungen No. 3, 46—47. Vergr. 40 : 1.

Fig. 56b. Ein Theil der ventralen Harnblasenwand der vorigen Figur (56a) stärker vergrössert. Vergr. 150 : 1.

In der ventralen Wand der Harnblase, welche sich gegen den Sinus urogenitalis nur wenig absetzt, treten Muskelfasern auf. Das Epithel der Harnblase erscheint zweischichtig. Einen Schnitt durch die ganze Harnblasenanlage mit dem angrenzenden Theil der Bauchwand und dem ventralen Mesenterium der Harnblase giebt Textfig. 56a; ein Theil der ventralen Wand der Harnblase bei stärkerer Vergrösserung, nach dem gleichen Schnitt dargestellt, wird in Fig. 56b gegeben.

Echidna 47, Beuteljunges.

Das junge Thier, dessen Urogenitalapparat ich hier beschreiben werde, ist von SEMON als Fig. 47 abgebildet. Ich habe von der Gegend der Kloake und des Sinus urogenitalis mehrere Modelle gemacht, die ich zunächst schildern und zum Theil durch Abbildungen erläutern will.

Die Blase beginnt sich deutlicher herauszubilden; einerseits sind keine Spuren des Urachus mehr zu erkennen, so dass cranial die Abgrenzung der Blase bestimmt gegeben ist, andererseits grenzt sich die Blase durch einen verengerten Gang gegen den Theil des Sinus urogenitalis, in den die WOLFF'schen, die MÜLLER'schen Gänge und die Ureteren münden, deutlicher ab. Wenn man bei diesem Beuteljungen ein freies Einmünden der Ureteren und der WOLFF'schen Gänge nicht nachweisen kann und damit den ungefüllten Zustand der Harnblase zusammenhält, so möchte man versucht sein, daraus zu schliessen, dass Urniere und Niere nicht functioniren.

Da aber bereits bei dem Beuteljungen 46—47 Wolff'sche Gänge und Ureteren frei in den Sinus urogenitalis ausmünden, so erscheint mir dieser Schluss unberechtigt, ja die verhältnissmässig gute Ausbildung der Urniere scheint mir eher darauf hinzuweisen, dass hier beim Beuteljungen von *Echidna* die Urniere noch eine Zeitlang neben der Niere functionirt. Der Mangel eines Lumens an der Ausmündungsstelle von Wolff'schen Gängen und Ureteren muss wohl auf Mängel des übrigens sonst nicht schlecht conservirten Präparates zurückgeführt werden.

Doch wenden wir uns zur Schilderung der Tafelfig. 21—25 abgebildeten Modelle. Tafelfig. 21 zeigt den Sinus urogenitalis (*S. urg*) und die ektodermale Kloake (*ekt. Kl.*) von der Seite her dargestellt. Der engere Verbindungsgang von der Harnblase in den Sinus urogenitalis (*Vbg. z Bl.*) von dem ich oben bereits gesprochen habe, führt in den erweiterten, proximalen Theil des Sinus urogenitalis, in den die Ureteren (*Ur*), die Müller'schen (*M. G*) und die Wolff'schen Gänge (*W. G*) münden. Der Müller'sche Gang erscheint rundlich, der Wolff'sche wie durch den Müller'schen Gang zusammengedrückt, dabei schiebt sich der Müller'sche Gang von der lateralen Seite des Wolff'schen Ganges mehr nach seiner medialen hinüber, so dass die Verhältnisse, wie wir sie bei den höheren Säugern vorfinden, wo der Müller'sche Gang von der lateralen Seite des Wolff'schen Ganges auf die mediale Seite hinüberkreuzt, bei *Echidna* doch schon angebahnt erscheinen. An der Einmündungsstelle des Sinus urogenitalis in die ektodermale Kloake, sehen wir den Ausführungsgang der Cowper'schen Drüsen (*D. d. C. Dr*) einmünden. Vom Darm (*D*) ist nur ein ganz kurzes Stück dargestellt, seine Einmündungsstelle in die ektodermale Kloake erscheint deutlich abgegrenzt. Die Einmündungsverhältnisse der Ureteren, der Wolff'schen- und Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis zeigen die Tafelfig. 22 und 23 deutlicher. Tafelfig. 22 giebt das in Tafelfig. 21 von der Seite dargestellte Modell in dorso-caudaler Ansicht.

Wir erkennen, wie die untere Wand des erweiterten Anfangstheiles des Sinus urogenitalis dreifach eingebuchtet ist. In die beiden seitlichen Einbuchtungen ziehen Müller'sche und Wolff'sche Gänge. Jeder seitlichen Einbuchtung entspricht von innen gesehen (Tafelfig. 23) eine Papille in der Genitaltasche (*G. t*). Die Einmündungsstellen der Wolff'schen und Müller'schen Gänge sind, da sich offene Lumina auf den Schnitten nicht erkennen liessen, punktirt angegeben. In die mittlere Bucht treten die Ureteren. Ihr entspricht, vom Lumen des Sinus urogentialis aus gesehen, die grosse leicht getheilte Papille (*Urpp*), auf der die Ureteren ausmünden. In der Tafelfig. 22 erkennen wir weiter noch die Cowper'schen Drüsen (*C. Dr*) und ihre Ausführungsgänge. In das letzte Stück des Darmes (*D*) blicken wir von hinten her hinein und sehen die grossen Falten, welche den Darm hier auszeichnen.

Einen medianen Sagittalschnitt durch die Kloake und den Geschlechtshöcker, sowie durch den Endtheil des Darmes und des Sinus urogenitalis stellt Tafelfig. 24 dar. Das Gebiet des Ektoderm ist punktirt, das des Entoderm schraffirt dargestellt. Ein kleines Gebiet an der oberen Wand der Kloake, in dem Schraffirung und Punktirung auf einander übergreifen, mag als zweifelhaft betrachtet werden.

Der mesodermale Kern des Geschlechtsgliedes ist herauspräparirt. Man erkennt die ektodermale Präputialeinsenkung (*Prp*) und die rechte Cowper'sche Drüse (*C. Dr*) mit ihrem Ausführungsgange. Die epitheliale, ektodermale Platte, welche die Anlage der Samenröhre enthält, ist natürlich der Länge nach getroffen. Tafelfig. 25 zeigt das Geschlechtsglied (*Ggld*) von vorn darunter die Oeffnung der Kloake (*Oe. Kl*). Tafelfig. 26a und 26b den mesodermalen Kern des Geschlechtsgliedes, das eine Mal Tafelfig. 26a von oben und vorn, das andere Mal Tafelfig. 26b von unten. Am mesodermalen Kern des Geschlechtsgliedes sieht man sehr deutlich die vier definitiven Papillen (*Pp*), die mittlere unpare Erhebung tritt gegen sie jetzt ganz zurück. In Tafelfig. 26b erkennt man, wie tief die Rinne auf der ventralen Seite des Geschlechtsgliedes (*v. R*) geworden ist, welche sich in Tafelfig. 18b noch ganz flach darstellte.

Was die Keimdrüse anlangt, so erscheint es noch kaum möglich einen bestimmten geschlechtlichen Charakter zu definiren. Ich neige dazu, sie als ein Ovarium aufzufassen. Auffallend sind ganz vereinzelte, ausserordentlich grosse Geschlechtszellen, ich werde durch sie in meiner Auffassung bestärkt.

Wir wären mit der Besprechung der beiden offenbar erst kurze Zeit dem Ei entschlüpften Beuteljungen 46—47 und 47 am Ende der embryonalen Entwickelung angelangt. Da aber die eben ausgeschlüpfte *Echidna* ebenso, wie das neugeborene Beuteljunge der Beutelthiere, besonders gilt dies von dem caudalen Ende und diesem gehört ja der Urogenitalapparat im wesentlichen an, in der Entwickelung noch sehr zurück ist, müssen wir die Entwickelung noch etwas weiter verfolgen, um an die Verhältnisse des ausgebildeten Thieres anknüpfen zu können.

Den Abschluss der untersuchten Reihe bildet ein Stadium, wie es Semon als Figur 53 auf seinen Tafeln als letztes abbildet, vielleicht ist das betreffende Thierchen noch ein wenig älter.

Ich gebe hier zunächst eine Schilderung des Urogenitalapparates eines dem von Semon als Figur 51 abgebildeten nahestehenden Beuteljungen und bespreche dann mit Berücksichtigung der Befunde, welche ich an Beuteljungen vom Stadium 48—50 gemacht habe, wie sich die Verhältnisse des Stadiums 51 aus denen vom Stadium 47 herausbilden.

Die weitere Ausbildung des Urogenitalapparates vom Stadium 51 bis zum Stadium 53 und dem des erwachsenen Thieres behandele ich dann hier nur noch ganz kurz. Wenn auch noch manche interessante Einzelheit in Wort und Bild zu schildern wäre, so erscheint es mir doch nothwendig zunächst zu einem Abschluss zu kommen.

Beuteljunges B (nahe dem von Semon als Figur 51 abgebildeten Thier).

Das von mir als Beuteljunges B bezeichnete Thierchen stand dem von Semon als Figur 51 abgebildeten nahe. Die Keimdrüsen sind bei diesem Beuteljungen als Ovarien zu bezeichnen.

Die Urniere ist bei dem Beuteljungen B noch deutlich vorhanden, aber in Rückbildung begriffen. Die Einmündungsverhältnisse der Müller'schen (*M. G*) und Wolff'schen Gänge (*W. G*) und der Ureteren (*Ur*) in den Sinus urogenitalis (*S. urg*) zeigt nach einem Modell in dorsaler Ansicht dargestellt Tafelfig. 27. Wir erkennen die beiden Genitaltaschen (*Gt*) und die Einmündung des Wolff'schen Ganges jederseits. Die ein wenig weiter cranial gelegenen Einmündungsstellen der Müller'schen Gänge sind verdeckt; sie liegen so, wie es in Tafelfig. 23 für das Beuteljunge 47 angegeben ist. Zwischen den beiden Genitaltaschen und etwas unterhalb sehen wir die Ureteren in ihre Papille gelangen.

Einen Sagittalschnitt durch die Ureterenpapille (*Urpp*) dicht rechts von der Medianebene zeigt Tafelfig. 28. Die Ureterenpapille ist an ihrer Spitze getheilt, und auf jeder dieser kleinen, secundären Pappillen mündet ein Ureter (*Ur*). Der Schnitt ist nun so geführt, dass er durch die Mündungsstelle des rechten Ureters geht. Im Hintergrunde liegt die rechte Genitaltasche (*Gt*) mit dem Müller'schen (*M. G*) und dem Wolff'schen Gange (*W. G*). Die Ureterenpapille liegt in dem Verbindungsgange zwischen Sinus urogenitalis und Blase (*Vbg. z. Bl*). Es erhellt aus der Figur ohne weiteres, dass bei solcher Lage der Ureterenpapille und der Ausmündungsstelle der Ureteren, der Urin ohne Schwierigkeiten in die Blase abtropft.

Die Blase beginnt sich bei diesem Embryo eben zu füllen. Ein Modell von ihr ist in Tafelfig. 29 von der linken Seite her dargestellt. Ventral erscheint das Mesenterium, welches die Blase mit der vorderen Bauchwand verbindet (*v. Ms*), abgeschnitten, dorsal von der Blase haben wir eine Bauchfelltasche, die rechts und links durch eine von der Blase dorsalwärts ziehende Falte von der übrigen Peritonealhöhle abgegrenzt

wird. Die Bauchfelltasche, ist durch den kurzen Genitalstrang (*Gst*) in zwei, dem Cavum vesico uterinum und dem Cavum recto uterinum entsprechende, Taschen getheilt. Lateral von den letzteren sehen wir jederseits den Ureter (*Ur*) während wir weiter ventral die Querschnitte der in den Genitalstrang eintretenden Wolff'schen (*W. G*) und Müller'schen Gänge (*M. G*) erkennen. Auf den Querschnitt des Darmes (*D*) brauche ich kaum besonders aufmerksam zu machen. Was die Gestalt der Blase anlangt, so sei noch hervorgehoben, dass sie einen abwärts reichenden Recessus entwickelt hat, so dass der Verbindungsgang vom Sinus urogenitalis aus nicht etwa in ihr caudalst gelegenes Ende mündet. Das tritt in dem Schema, welches ich seiner Zeit im Anat. Anz. Bd. XXII, p. 303 gegeben habe und hier als Tafelfig. 33 wiederhole, hervor, ebenso in Tafelfig. 30.

Wir sehen in dieser Figur etwas von oben her auf die dorsale Wand der Blase. Dorsal von der Blase erkennen wir noch die schon besprochenen Bauchfelltaschen, den Genitalstrang (*Gst*) und die Querschnitte von Darm (*D*), Ureter (*Ur*), Wolff'schen- (*W. G*) und Müller'schen Gängen (*M. G*). In der dorsalen Wand der Blase selbst sehen wir die Oeffnung des Verbindungsganges vom Sinus urogenitalis (*Vbg. z. Bl*) und in ihr die leicht getheilte Spitze der Ureterenpapille mit den Mündungen der beiden Ureteren. Die Oeffnung des Verbindungsganges ist von einem leichten Wulst umgeben, sonst ist die dorsale Wand der

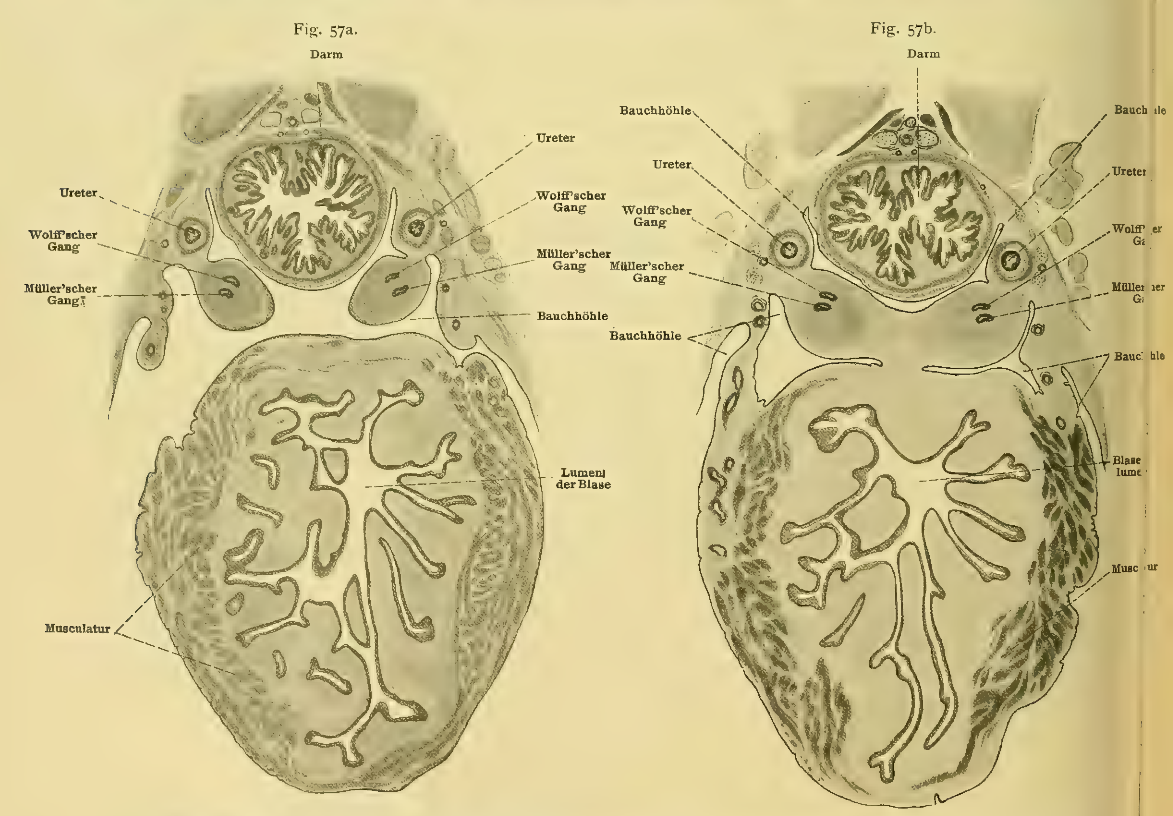


Fig. 57a u. b. Schnitte durch Darm, Sinus urogenitalis und Blase des Beuteljungen B (nahe dem Stadium 51) in cranio-caudaler Folge, die Wolff'schen und Müller'schen Gänge. Vergr. 20 : 1.

Blase, soweit sie hier dargestellt, fast eben; ganz im Gegensatz zu der übrigen Blasenwandung, welche durch ein complicirtes System von Falten ausgezeichnet ist, wie das in der Textfig. 57a—57e in einer Reihe von Durchschnitten der Blase, des Sinus urogenitalis und des Verbindungsganges zur Anschauung kommt.

Fig. 57c.

Darm
Ureter
Wolff'scher Gang
Müller'scher Gang
Genitaltasche des Sinus urogenitalis
Bauchhöhle
Bauchhöhle
Ureter
Wolff'scher Gang
Müller'scher Gang
Genitaltasche des Sinus urogenitalis
Bauchhöhle, eben noch tangirt
Bauchhöhle
Blasenlumen
Musculatur
ventrales Mesenterium der Blase

Fig. 57d.

Darm
Ureter
Sinus urogenitalis
Bauchhöhle
Ureterpapille
Ureter
Sinus urogenitalis
Verbindungsgang
Blasenlumen
Musculatur
ventrales Mesenterium der Blase

Ich möchte gleich hier auf die Anordnung der Musculatur, wie man sie auf dem gleichen Schnitt erkennen kann, aufmerksam machen. Wir erkennen, dass in den Textfigg. 57b—57e die dorsale Wand der Blase keine Muskelfasern zeigt. Sonst sei der hier abgebildeten Schnittreihe nur eine ganz kurze Beschreibung gewidmet.

Textfig, 57a stellt den am weitesten cranial gelegenen der mitgetheilten Schnitte dar. Die Blase liegt auf diesem Schnitt ganz frei, dorsal von ihr in der Figur oben, liegt die dorsale Bauchwand. Von der dorsalen Bauchwand gehen fünf Falten aus. In der mittleren liegt der Darm.

Fig. 57e.

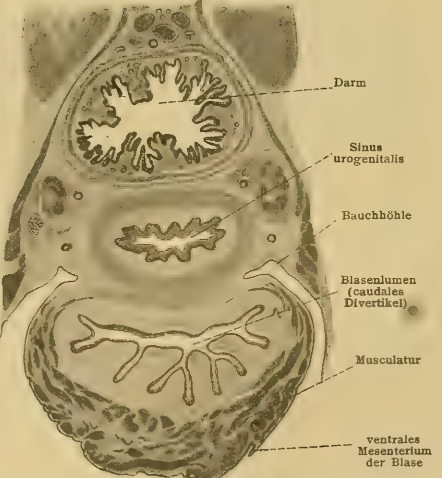


Fig. 57c—e. Schnitte durch Darm, Sinus urogenitalis und Blase des Beuteljungen B (nahe dem Stadium von 51) in cranio-caudaler Folge, 57c die Wolff'schen und Müller'schen Gänge; Fig. 57d geht durch die Ureterenpapille mit den Ureteren, Fig. 57e durch das caudale Divertikel der Blase. Vergr. 20 : 1.

Zu beiden Seiten desselben finden wir die Fortsetzung der Urnierenfalten mit den WOLFF'schen- und MÜLLER'schen Gängen, in ihrer Basis liegt jederseits der Ureter. Noch weiter lateral finden wir rechts und links eine weniger hohe Falte, welche Arterien und Venen zur und von der Blase her führt. Diesen lateralen Falten streben solche von der Blase aus entgegen. In diesem Schnitt hat die dorsale Wand der Blase noch einige spärliche Muskelfasern, welche der inneren Schicht ihrer Musculatur zugehören. Auch eine Falte sehen wir hier noch von der dorsalen Wand der Blase in ihr Lumen vorragen.

Den 12. Schnitt (von 15 μ) weiter caudal zeigt Textfig. 57b. Die Falten, in welchen die WOLFF'schen- und MÜLLER'schen Gänge liegen, haben sich untereinander und mit der dorsalen Wand der Blase vereinigt. Die lateralen Falten haben mit ihren Gefässen die Blase erreicht. So erscheint die Bauchhöhle dorsal von der Blase drei Mal getroffen; zwischen Darm und Geschlechtsstrang (Cavum recto-uterinum) und rechts und links zwischen dorsaler Wand der Blase, Geschlechtsstrang und der lateralen Gefässfalte. In der dorsalen Wand der Blase finden wir keine Muskelfasern und von ihr ragen keine Falten mehr in das Blasenlumen hinein.

Den 16. Schnitt (von 15 μ) weiter caudal stellt Textfig. 57c dar. Die Peritonealtasche zwischen Genitalstrang und dorsaler Wand der Blase hat links gerade ihr Ende erreicht, rechts ist sie kurz davor. Der Sinus urogenitalis ist in seinen beiden Genitaltaschen getroffen; dicht dorsal von diesen liegen die MÜLLER'schen und WOLFF'schen Gänge. Ventral erkennen wir an der Blase ihr ventrales Mesenterium. Der 34. Schnitt weiter caudal, Textfig. 57d, trifft durch den Verbindungsgang vom Sinus urogenitalis in die Harnblase. Wir sehen von der dorsalen Wand des Sinus urogenitalis in den Verbindungsgang die Ureterenpapille vorragen. Die Mündung des rechten Ureters ist in der Mitte getroffen, die des linken tangirt. Die Bauchhöhle dorsal von der Blase ist ganz verschwunden.

Den 28. Schnitt (von 15 μ) weiter caudal giebt Textfig. 57e, der Schnitt geht durch das caudale Divertikel der Blase, in dorso-ventraler Richtung liegen hintereinander der Darm, der Sinus urogenitalis und das caudale Blasendivertikel.

Wenden wir uns jetzt wieder den Modellen zu, so sehen wir in Tafelfig. 31, dass das Geschlechtsglied (*Ggld*) des Beuteljungen B eben im Begriff ist, unter der Oberfläche zu verschwinden. Dementsprechend ist die Anlage der Präputialscheide (*Prp*) schon ziemlich beträchtlich, ihre beiden epithelialen Blätter sind aber noch miteinander verlötet. In den Darm mündet von oben her durch ein verengtes Verbindungsstück, der Sinus urogenitalis (*S. urg*). Dieses Verbindungsstück dürfte, wie eine spätere Betrachtung ergeben wird, ektodermal sein. Den Beginn dieses ektodermalen Ansatzrohres des Sinus urogenitalis haben wir von der Einmündungsstelle der COWPER'schen Drüsen an zu rechnen. Das unterste Ende der Ausführungsgänge dieser Drüsen (*D. d. C. Dr*) und ihre Einmündung in den Sinus urogenitalis ist in der Figur dargestellt. Die Einmündung liegt rechts und links an der Basis einer kleinen Ausstülpung des Sinus urogenitalis, aus der die Samenröhre (*Sr*), die übrigens noch solide ist, ihren Ursprung nimmt. Die Samenröhre zeigt zunächst eine ziemlich starke Biegung. Gegen die Spitze des Gliedes theilt sie sich erst in 2, und dann dadurch, dass jeder dieser beiden Gänge sich wieder theilt, in 4 Gänge, welche auf den 4 Papillen des Geschlechtshöckers ausmünden. Das Ende der ektodermalen Kloake werden wir nicht an der Stelle zu suchen haben, wo der Sinus urogenitalis in sie einmündet, sondern werden noch ein durch besondere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnetes, tiefer gelegenes Gebiet zur ektodermalen Kloake rechnen müssen; es ist gegen den Darm durch den Charakter seines Epithels und seiner Falten wohl abgegrenzt, und von dem Gipfel der Falten aus beginnt das Epithel in das darunterliegende Bindegewebe einzuwuchern. Auch nach vorn sind die Falten dieses Kloakengebietes, wie die Tafelfig. 31 zeigt, scharf genug gegen die übrige Kloake abgegrenzt. Es handelt sich um den Theil der Kloake, um den herum sich später lymphatisches

Gewebe bildet. Textfig. 58 giebt einen Schnitt durch diesen Theil der Kloake. Wir sehen, wie sich zahlreiche Falten gebildet haben und das Epithel im Grunde dieser Falten, wie zur Drüsenbildung, in die Tiefe wächst (vergl. die mit *x* bezeichnete Stelle).



Fig. 58. Schnitt durch den später lymphatischen Abschnitt des Sinus urogenitalis vom Embryo B (nahe dem Stadium von 51). Bei x die Anlage einer Drüse. Vergr. 20 : 1.

Fig. 59a—h. Schnitte durch die rechte Cowper'sche Drüse des Beuteljungen B (nahe dem Stadium von 51) von der lateralen Seite gegen den Ausführungsgang hin. Auf Schnitt 59h ist der Ausführungsgang getroffen. Vergr. 40 : 1.

Die Cowper'schen Drüsen haben sich weiter entwickelt. Textfig. 59a—59h stellt Schnitte durch die eine derselben dar. Die Schnitte zeigen, dass in diesem Stadium die Drüsensubstanz theilweise netzförmig angeordnet ist. Textfig. 59h geht durch den Ausführungsgang.

Vergleichen wir die für das Beuteljunge B (wie 51) geschilderten Verhältnisse mit den bei dem eben ausgeschlüpften Beuteljungen 47, so ergeben sich für die Ableitung keinerlei Schwierigkeiten.

Die Geschlechtsdrüse ist schon in etwas jüngeren Stadien mit Sicherheit als männlich oder weiblich zu erkennen, nämlich in den Stadien, welche den von SEMON als Fig. 48 und 49 abgebilden Beuteljungen entsprechen.

Noch einige Worte über die Bildung der Samenröhre und die Entwickelung der Präputialtasche. Von der Bildung der Samenröhre ist hervorzuheben, dass sie nicht gleichmässig von vorn nach hinten oder umgekehrt statt hat. Ziemlich spät ist sie erst an der Stelle, wo die COWPER'schen Drüsen einmünden, abgeschlossen. Zum Beweise dafür hier noch einige Skizzen. Textfig. 60a—60d, welche nach Schnitten

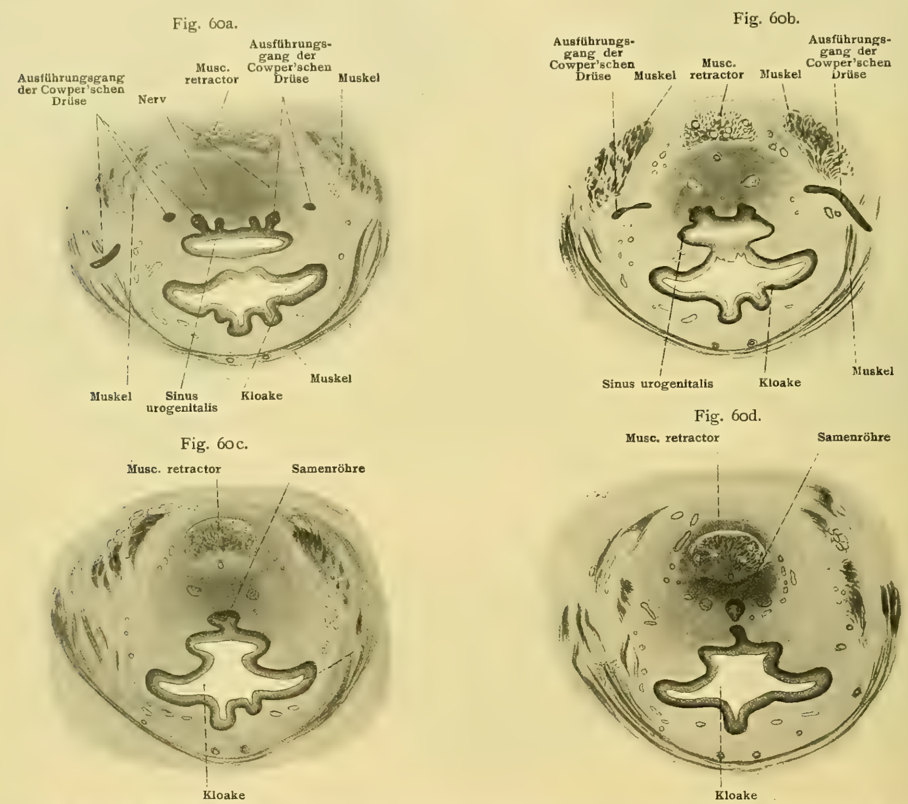


Fig. 60a—d. Schnitte durch Sinus urogenitalis und Kloake vom Beuteljungen No. 11 wie 48. Bildung des distalen ektodermalen Ansatzstückes der Kloake. Auf 60a u. b die Ausführungsgänge der COWPER'schen Drüsen auf 60c u. d die Bildung der Samenröhre. Vergr. 40 : 1.

durch das Beuteljunge No. 11 (wie das von SEMON als Fig. 48 abgebildete Beuteljunge) entworfen sind. In Textfig. 60a ist der am weitesten proximal gelegene Schnitt dargestellt. In der Figur von oben nach unten sehen wir den Musculus retractor penis, den Sinus urogenitalis und die Kloake. Zwischen dem Musculus retractor penis und der oberen Wand des Sinus urogenitalis liegen zwei Nerven. An der dorsalen Wand des Sinus urogenitalis vier Epithelvorsprünge. Die lateralen von diesen sind die Einmündungsstellen der COWPER'schen Drüsen. Der Ausführungsgang dieser Drüsen ist auf der rechten Seite der Figur, vom Beschauer gerechnet, noch einmal, auf der linken Seite zweimal getroffen. Ganz lateral sieht man, wie er

durch die Musculatur der Kloake hindurchdringt. Den vierten Schnitt (von 15 μ) weiter distal zeigt Textfig. 60b, wir sind an die Einmündungsstelle des Sinus urogenitalis in die Kloake gelangt. Wir erkennen jetzt, wie auf der rechten Seite der Figur der Ausführungsgang der COWPER'schen Drüse die Kloakenmusculatur durchsetzt. Wieder vier Schnitte (von 15 μ) weiter (Textfig. 60c) steht der Sinus urogenitalis, wenn wir die Bucht an der oberen Wand der Kloake noch so nennen wollen, in weitester Verbindung mit der Kloake; an seiner oberen Wand erkennen wir die Anlage der Samenröhre.

Sechs Schnitte (von 15 μ) weiter distal (Textfig. 60d) ist die Samenröhre abgeschnürt. Rechts und links von ihr liegt ein Nerv; über ihr, im Raum zwischen Samenröhre und Musculus retractor, hat sich die Anlage des Corpus fibrosum deutlicher differenzirt. Der obere Theil der Kloake ist durch zwei Falten abgegrenzt, diese Falten verschmelzen allmählich in der Richtung von proximal nach distal, und so kommt das ektodermale Ansatzstück des Sinus urogenitalis zu Stande, von dem schon die Rede war. Auch bei

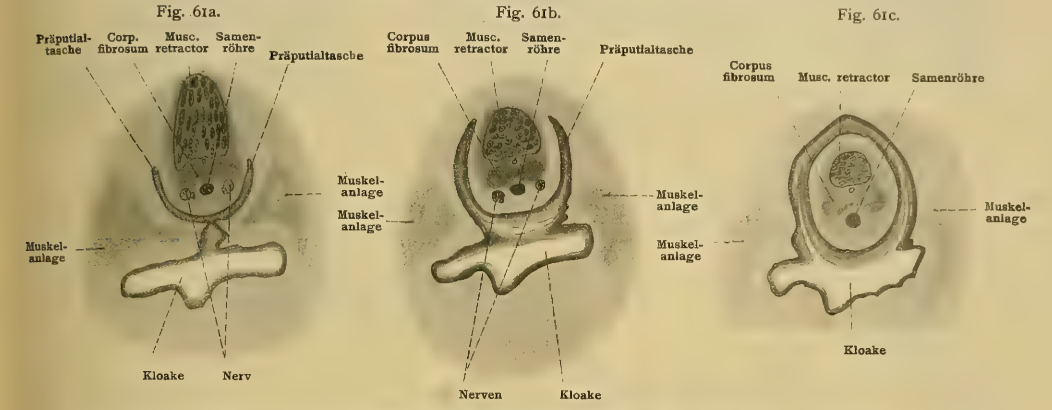


Fig. 61a—c. Schnitte durch die Kloake und das Geschlechtsglied des Beuteljungen B (nahe Stadium 51), welche die Abtrennung des Präputialsackes gegen die Kloake zeigen. Vergr. 20:1.

einem erwachsenen Männchen fand ich an der entsprechenden Stelle noch Andeutungen einer Raphe, viel deutlicher freilich bestand eine solche zwischen der Einmündungsstelle des Sinus urogenitalis und der Einmündung des Präputialsackes, ein Hinweis darauf, dass der Präputialsack durch Nahtbildung von der ektodermalen Kloake abgetrennt wird. Den Vorgang dieser Abtrennung selbst kann man sehr schön bei dem Beuteljungen B (Stadium nahe 51) verfolgen. Einige Schnitte geben sofort darüber Aufklärung (Textfig. 61a bis 61c). In Textfig. 61a sind die mesodermalen Kuppen der Trennungsfalten eben im Begriff, sich zu vereinigen. Neun Schnitte (von 15 μ) weiter distal ist zwar durch das Epithel eine Abgrenzung gegeben (Textfig. 61b), aber der mesodermale Theil der Falten hat sich erst wenig erhoben; weitere neun Schnitte distal schaut die untere Seite des Geschlechtsgliedes noch in die Kloake (Textfig. 61c), rechts und links erkennen wir die Falten, welche durch ihre Verschmelzung später die Abtrennung des Präputialsackes gegen die Kloake bewirken werden.

Erwähnt muss dann hier schliesslich noch werden, dass gegen das Stadium 51 hin die Nebennieren sich dadurch ihrer definitiven Ausgestaltung nähern, dass der Sympathicus in sie hineinwächst. Es ist bemerkenswerth, dass dieser Vorgang erst in so späten Stadien erfolgt, und ich war längere Zeit, da ich zunächst die jüngeren Stadien untersuchte, zweifelhaft, ob nicht, wie SOULIÉ[1]) das für das Schaf beschreibt,

1) SOULIÉ, A., Sur les premiers stades du développement de la capsule surrénale. Comptes rendus de l'association des anatomistes. IV Session, Montpellier 1902.

ein Eindringen des Sympathicus in die Nebennierenanlage überhaupt fehlt. Schnitte aber durch das Beuteljunge A (wie das von SEMON als Fig. 50 abgebildete Thierchen) brachten die Entscheidung. Wir sehen in Textfig. 62a, wie von den Sympathicusganglien ventral von der Aorta ein mächtiger Sympathicusstrang lateral in die rechte Nebennierenanlage vorwächst. In den Textfigg. 62b und 62c ist dann die Verbindung des Sympathicus in der Nebenniere mit den Ganglienmassen ventral von der Aorta unterbrochen, und die Sympathicuszellen werden mehr und mehr von der Nebennierenanlage umgeben. Es ist nach diesem Befunde doch wohl anzurathen, auch für das Schaf und eventuell andere Amnioten erst sehr alte Stadien von Embryonen zu untersuchen, bevor man das Einwachsen des Sympathicus in die Nebennieren in Abrede stellt.

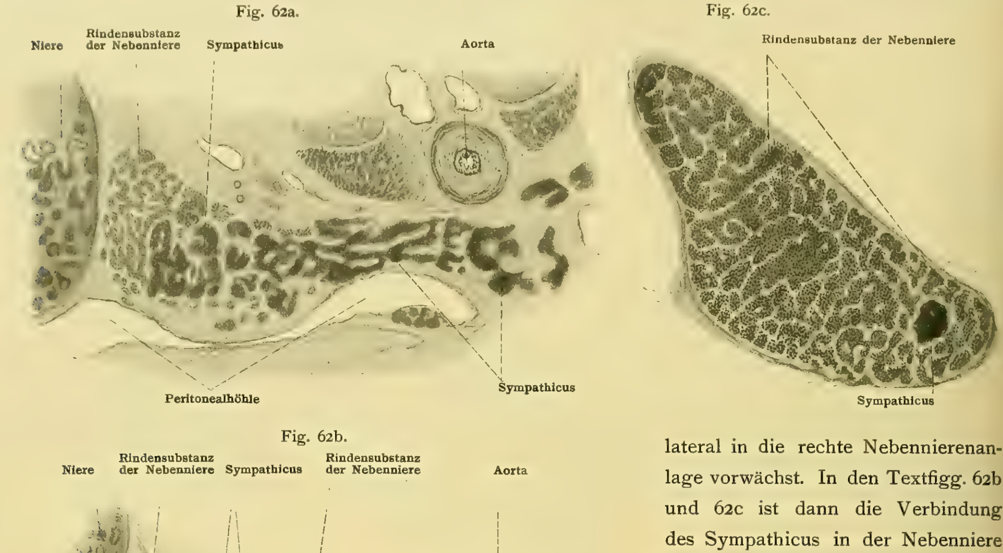


Fig. 62a—62c. Schnitte durch die Nebenniere vom Beuteljungen A (wie Stadium 50); Fig. 62a zeigt das Einwachsen des Sympathicus in die Nebenniere. Verg. 40 : 1.

Nicht schwieriger wie der Anschluss der Verhältnisse des Urogenitalapparates des Beuteljungen vom Stadium 51 an die jüngeren Stadien ist der an die des ausgebildeten Thieres.

In einer Mittheilung im Anatomischen Anzeiger: „Zur Anatomie des Urogenitalkanals der *Echidna aculeata* var. *typica*“ (Bd. XXII, S. 301—305, 1902) habe ich die Verhältnisse beim ausgebildeten Thier kurz besprochen. Im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse zeigte schon ein Beuteljunges, das vielleicht ein

---

Zusatz bei der Korrektur. Mein Bedenken hat sich inzwischen als gerechtfertigt erwiesen. Vergl. SOULIÉ: Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les vertébrés supérieurs. Thèse de la faculté des sciences de Paris 1903.

wenig älter war, als das von SEMON in Fig. 53 abgebildete, und das ich als Beuteljunges D bezeichnet habe. Ich setze hier die Abbildung Tafelfig. 32 neben das damals gegebene Schema (Tafelfig. 33).

Bei der Gestalt der Blase (*Bl*) ist hervorzuheben, dass sie bei unserem Beuteljungen ad maximum contrahirt war. Ferner ist der Darm stark gefüllt, und so sind die Falten an ihm ausgeglichen. Die lymphatische Zone hebt sich sowohl gegen den Darm wie gegen die übrige Kloake ab; die Vertheilung des lymphatischen Gewebes innerhalb derselben ist nicht gleichmässig, wie wir das lymphatische Gewebe ja auch beim erwachsenen Thier in einzelnen Follikeln resp. Follikelcomplexen angeordnet finden. Die Präputialtasche (*Prpt*) mündet bereits in das Kloakengebiet (*Ekt.Kl*), aber ihre Einmündungsstelle liegt dem Eingang in die Kloake noch näher als beim erwachsenen Thier. Die Ausführungen der Samenröhre (*Sr*) — es ist dies in der Figur nicht zur Darstellung gekommen — sind schon ausserordentlich zahlreich. Die Einmündung der COWPER'schen Drüse an der Ursprungsstelle des Samenganges aus dem Sinus urogenitalis ist in der Figur angedeutet.

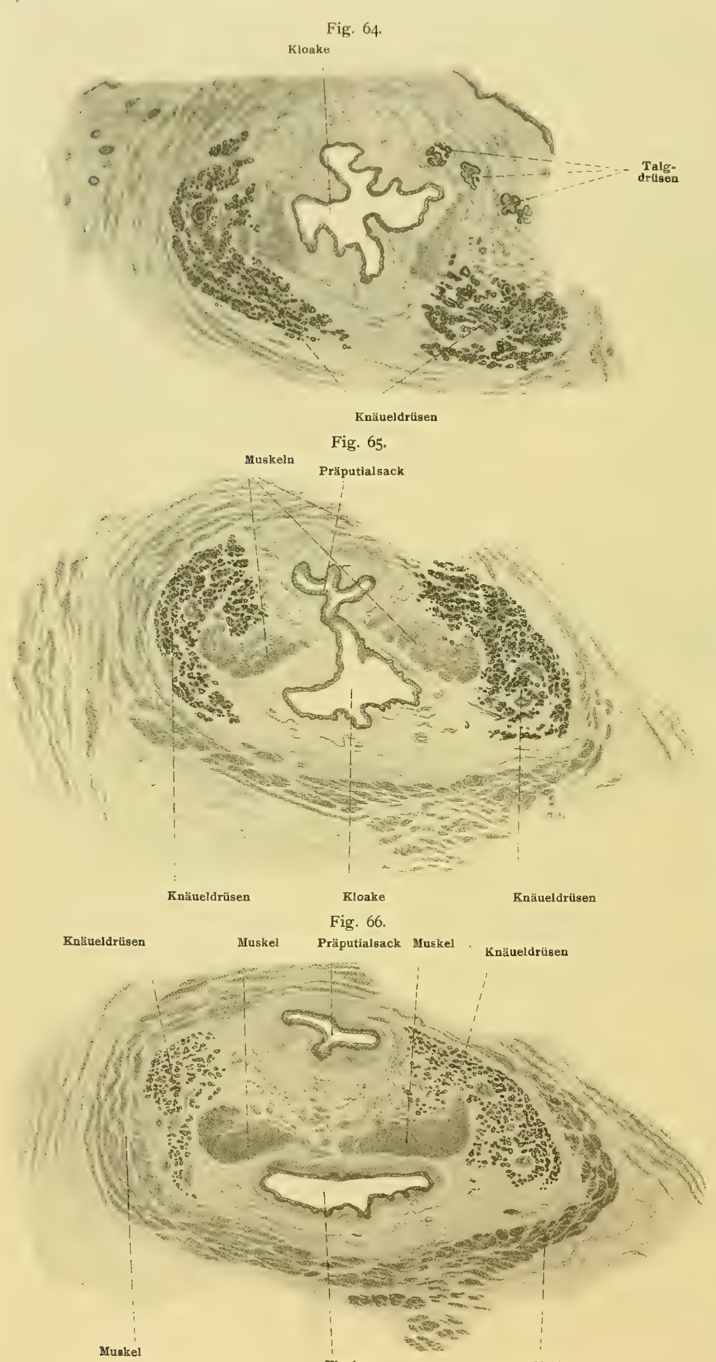


Fig. 63. Schnitt durch die aborale Kloakenlippe des Beuteljungen D (nahe dem Stadium 53). Haarbälge mit Talg und Knäueldrüsen. Uebersichtsbild. Vergr. 10:1.

Fig. 63a. Ein Theil der Fig. 63 stärker vergrössert. Zwei Haarbälge mit Talgdrüsen, am rechten ist die Einmündung einer Knäueldrüse sichtbar. Vergr. 25:1.

Die Haare, die Talg- und die Knäueldrüsen im Gebiet des Kloakeneinganges sind entwickelt; besonders die Knäueldrüsen haben bereits eine mächtige Ausbildung erreicht. Ich erläutere die Verhältnisse hier an der Hand einer Reihe von Schnittbildern, indem ich vom Kloakeneingang aus proximal vordringe.

Textfig. 63 giebt einen Schnitt durch die aborale Kloakenlippe. Wir erkennen im Schnitte Knäuel und Talgdrüsen. Zwei Talgdrüsencomplexe sehen wir in epitheliale Gruben einmünden; in der rechten dieser Gruben ist auf dem Schnitt auch die Ausmündungsstelle einer Knäueldrüse getroffen, der eigentliche Körper der Knäueldrüsen kommt tiefer im Bindegewebe zur Erscheinung. Die Gruben, in welche Talg- und Knäueldrüsen münden, sind als stark erweiterte Haarbälge aufzufassen. Das zugehörige Haar resp. die zugehörige Haargruppe ist gerade in diesem Schnitte nicht getroffen. Die Haare treten gegenüber den Drüsen durchaus in den Hintergrund. Die beiden in der Figur links gelegenen Haarbälge sind in Textfig. 63a bei stärkerer Vergrösserung abgebildet. Man sieht auf dieser Figur auch die Einmündung der Knäueldrüse deutlicher. Auf dem in Textfig. 64 abgebildeten Schnitt ist schon das Lumen der Kloake getroffen, oben, wo wir einige Haarbälge mit Talgdrüsen sehen, näher der äusseren Kloakenöffnung. Rechts und links von der Kloake findet sich ein Zug von Muskeln, quer getroffen. Nach aussen und abwärts davon liegen die Knäueldrüsen, in der Mitte unten nicht mehr in Zusammenhang, dieser Zusammenhang ist aber, wie Textfig. 63 beweist, weiter peripher vorhanden.



Textfig. 65 zeigt dann die Stelle, wo der Präputialsack mit der Kloake in Verbindung steht, rechts und links von dem Verbindungskanal haben wir den quer getroffenen Längsmuskel der Kloake, nach aussen und nach oben von ihm die Massen der Knäueldrüsen.

Textfig. 66 stellt einen noch weiter proximal gelegenen Schnitt dar, oben in der Figur sieht man den Querschnitt des Präputialsackes, unten den Querschnitt der Kloake. In die ziemlich breite Substanzbrücke zwischen beiden Lumina sind die Längsmuskeln der Kloake hineingerückt. Die Knäueldrüsencomplexe finden sich nicht mehr unter, sondern nur noch rechts und links von der Kloake. Nach oben reichen sie bis an die Seitenwand der Präputialscheide, oberhalb dieser finden wir auch weiter proximal keine Knäueldrüsen. Die Gesammtmasse der Knäueldrüsen stellt also eine der Breite des Präputialsackes entsprechend nach oben hin offene Spange dar.

Fig. 64—66. Schnitte durch die Kloake des Beuteljungen D in distal-proximaler Richtung; in Fig. 65 u. 66 auch der Präputialsack getroffen. In Fig. 64 noch Knäuel- und Talgdrüsen, in Fig. 65 u. 66 nur Knäueldrüsen. Vergr. 10 : 1.

Textfig. 67 stellt dann einen Schnitt noch weiter proximal dar (10:1) und die Textfigg. 67a—67d einzelne Theile dieses Schnittes bei stärkerer Vergrösserung. Der Schnitt trifft den Präputialsack nicht mehr, wohl aber das Geschlechtsglied; wir erkennen in ihm von oben nach unten aufgezählt das Geschlechtsglied, den Sinus urogenitalis und die Kloake. Im Geschlechtsglied (Textfig. 67a) erkennen wir den Musculus

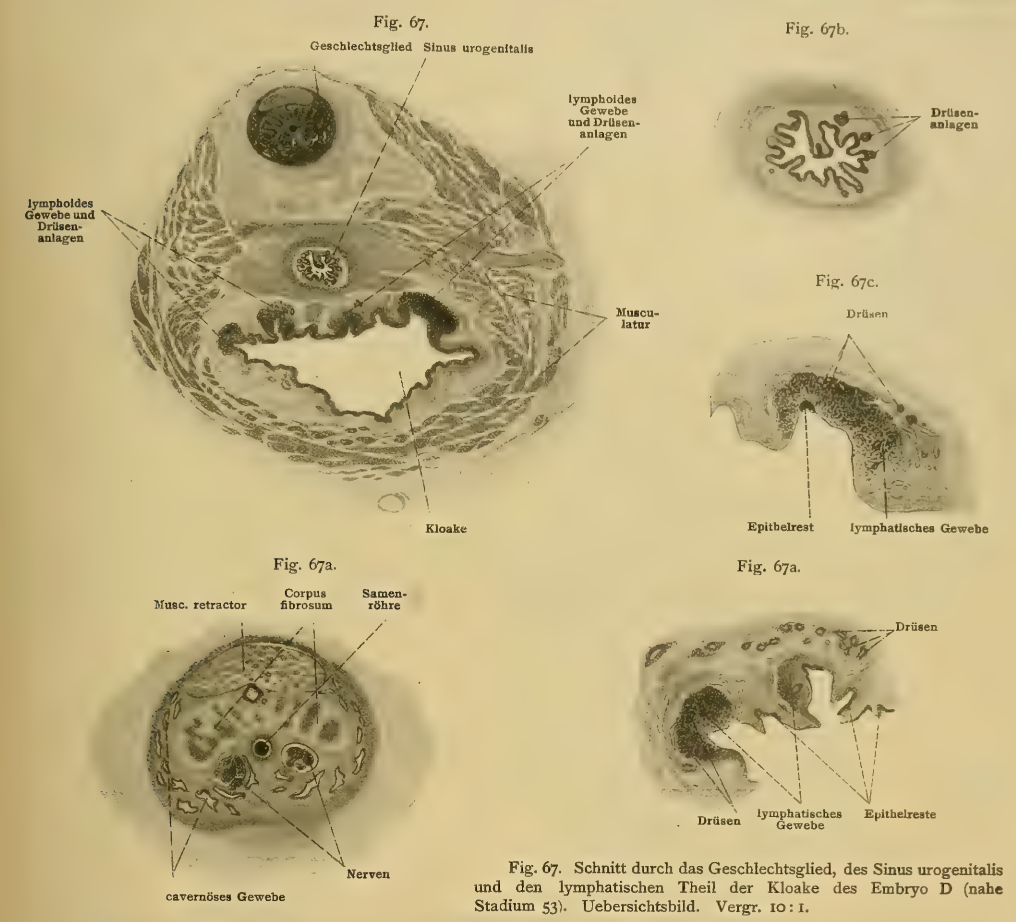


Fig. 67. Schnitt durch das Geschlechtsglied, des Sinus urogenitalis und den lymphatischen Theil der Kloake des Embryo D (nahe Stadium 53). Uebersichtsbild. Vergr. 10:1.

Fig. 67a—d. Einzelne Theile des Fig. 67 abgebildeten Schnittes stärker vergrössert und zwar:
Fig. 67a. Querschnitt durch das Geschlechtsglied.
Fig. 67b. Querschnitt durch den Sinus urogenitalis mit Drüsenanlagen.
Fig. 67c u. d. Theile der Kloakenwand mit lymphöidem Gewebe. Vergr. Fig. 67a—d 25:1.

retractor, darunter eine grosse Arterie, darunter das Corpus fibrosum, unter dem Corpus fibrosum liegt die noch solide Samenröhre und jederseits von ihr ein starker Nerv. Der untere Theil des Geschlechtsgliedes rechts und links bis an die Ränder des Musculus retractor ist von Schwellgewebe umgeben.

Der Querschnitt durch den Sinus urogenitalis (Textfig. 67b) zeigt, dass von seinem Epithel Zellstränge in das umgebende Gewebe aussprossen, offenbar die Anlagen von Drüsen.

Der Querschnitt durch die Kloake endlich (Textfig. 67, 67c und 67d) ist besonders bemerkenswerth. Der Schnitt ist durch den lymphatischen Theil der Kloake gegangen. Von drei Buchten der dorsalen Wand sind die Drüsen ausgesprosst und um die Drüsenschläuche hat sich lymphatisches Gewebe angesammelt, zum Theil (Textfig. 67c) so dicht, dass von den Drüsen nur wenig zu sehen ist. Deutlicher sind die Drüsenschläuche in Textfig. 67d rechts, wo das lymphatische Gewebe eben erst anfängt sich auszubilden. Das Oberflächenepithel ist nur in Resten nachzuweisen.

Ueberhaupt ist zur Feststellung von feinerem histologischen Detail der Erhaltungszustand des Materials an Beuteljungen nicht genügend, während die Embryonen zum Theil ganz vortrefflich fixirt waren. Die Fixirungsflüssigkeiten sind eben bei den grösseren Objecten nicht schnell genug in die Tiefe gedrungen. Noch weniger gelang es mir, von den mir zu Gebote stehenden erwachsenen Thieren histologisch befriedigende Präparate zu gewinnen.

Wenden wir uns jetzt von der Betrachtung der Kloake und des Sinus urogenitalis zur Blase. Wir haben es als einen besonders günstigen Umstand anzusehen, dass beim Beuteljungen D die Blase ad maximum contrahirt ist. Der Mechanismus der Blasenentleerung wird so ganz klar, besonders wenn wir ausser der Abbildung des Modelles (Tafelfig. 32) noch zwei Schnittbilder (Textfig. 70a und 70b) betrachten. Die Gewalt der Contraction der Blasenmusculatur war so gross, dass das Epithel fast ganz von der Schleimhaut der Blase abgelöst und zum Theil in den Sinus urogenitalis getrieben worden ist. Dabei lässt sich der histologische Aufbau des Epithels an den Bruchstücken vielfach noch gut erkennen. Die ganze Gestalt der Blase (*Bl*) ist verändert, sie hat sich gegen den Verbindungsgang (*Vbg.z.Bl*) aufgerichtet, ihr caudalwärts gehendes Divertikel ist verschwunden. Das faltenlose Feld um die Einmündung des Verbindungsganges in die Blase tritt viel weniger hervor. Der Verbindungsgang ist besonders in transversaler Richtung erweitert, die Ureterenpapille (*Urpp*) ist aus ihm zurückgezogen. (In dem rechten Ureter sieht man eine Sonde stecken.) Die Anordnung der Blasenmusculatur, wie sie schon in den Textfigg. 57a—57e hervortritt, ist derart, dass bei ihrer Contraction der Verbindungsgang stark erweitert, die Ureterenpapille erniedrigt und so aus dem Verbindungsgange herausgezogen wird. Bevor ich die Textfigg. 70a und 70b noch etwas

Fig. 68.

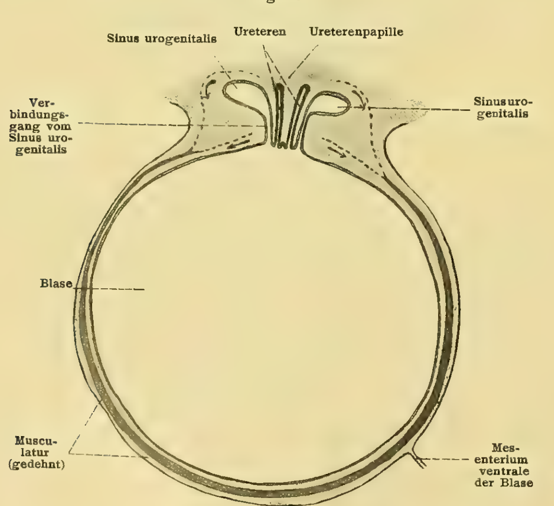


Fig. 69.

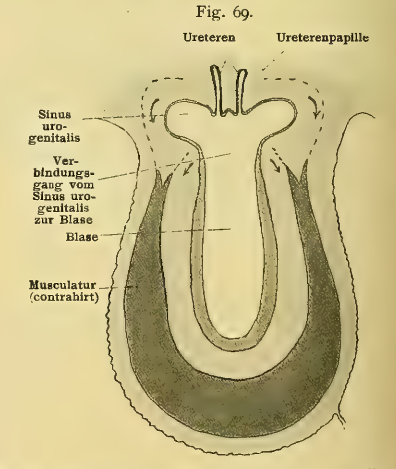


Fig. 68. Schematischer Schnitt durch die gefüllte Harnblase einer *Echidna*.

Fig. 69. Schematischer Schnitt durch die entleerte Harnblase einer *Echidna* während der Entleerung, nahezu leer.

eingehender beschreibe, seien hier zwei Schemata (Textfig. 68 und 69) gegeben, welche den Mechanismus der Blasenentleerung erläutern sollen. Das Schema Textfig. 68 stellt die Blase in gefülltem Zustande, das Schema Textfig. 69 während der Entleerung, nahezu leer dar. Contrahirt sich in Schema Textfig. 68 die in der Figur durch einen dunkel getönten Streifen wiedergegebene Musculatur in der Richtung der Pfeile, so wird nicht nur das Blasenlumen concentrisch gegen den Verbindungsgang hin verkleinert, sondern auch der Verbindungsgang erweitert; ferner wird die Ureterenpapille verkürzt und aus dem Verbindungsgange hinausgezogen; es kann sich also, indem der in Textfig. 69 skizzirte Zustand eingetreten ist, der Urin sehr bequem in den Sinus urogenitalis entleeren.

Die Abbildungen der Schnitte Textfig. 70a und 70b sind, wenigstens auf den ersten Blick, nicht ganz so überzeugend, weil Ureterenpapille und Verbindungsgang nicht auf dem gleichen Schnitt getroffen sind. In beiden Figuren ist das Epithel resp. die Epitheltrümmer der Blase des Sinus urogenitalis und der Ureteren nicht dargestellt. Textfig. 70a haben wir von oben nach unten aufgezählt den Darm, den Sinus urogenitalis und die Blase. Der Darm, der durch seinen Inhalt stark ausgedehnt ist, zeigt keine Falten. Der Sinus urogenitalis steht in Folge der Erweiterung des Verbindungsganges in weitester Verbindung mit der Blase. Das Blasenlumen ist fast ganz geschwunden. Es ist geringer, als es in der Figur erscheint, weil wir uns die Spalten zwischen dem mächtigen Faltenwerk der Blase noch vom Epithel aus gefüllt denken müssen. Die vom Epithel entblösste Mucosa der Blase und des Sinus urogenitalis ist durch einen dunkleren Ton gegen das weniger dichte Gewebe der Submucosa abgehoben. Der Submucosa folgt in der Blase nach aussen die mächtige Muscularis. Man kann an ihr unschwer zwei Schichten unterscheiden; eine innere, die im Schnitt meist quer getroffen ist, und eine äussere, mehr längs und schräg getroffene. Die dann noch weiter nach aussen liegende dünne Serosa ist vielfach gefältelt. Die Textfig. 73b, in der der Darm nicht in ganzer Ausdehnung dargestellt ist, sondern nur seine untere (ventrale) Wand, zeigt den Sinus urogenitalis nicht mehr in der Verbindung mit der Blase. Im Sinus urogenitalis erhebt sich von seiner

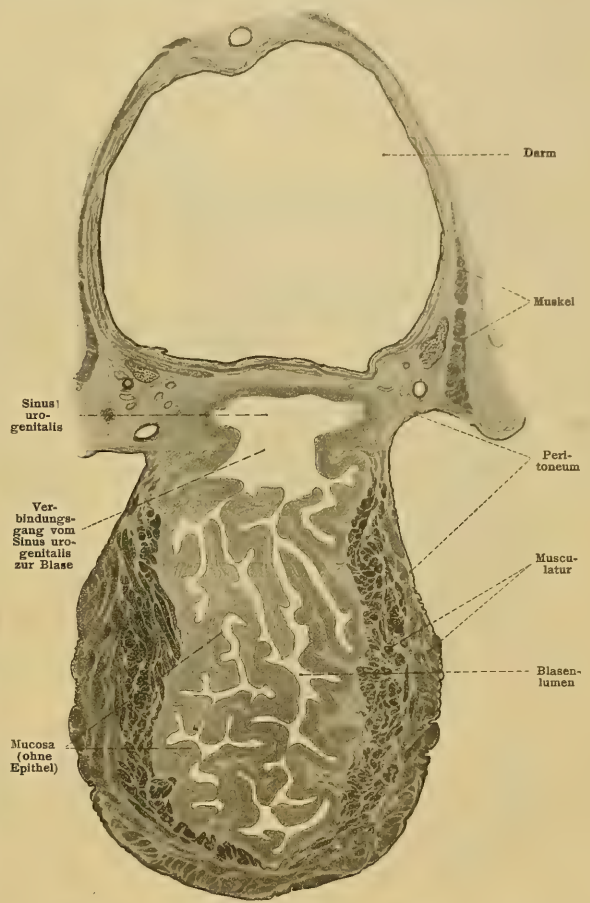


Fig. 70a. Schnitt durch Darm, Sinus urogenitalis und Harnblase des Beuteljungen D (nahe Stadium 53). Der Verbindungsgang vom Sinus urogenitalis zur Harnblase ist getroffen. Die Blase ist ad maximum contrahirt. Das Epithel, welches abgelöst war, ist nicht zur Darstellung gebracht. Vergr. 10 : 1.

dorsalen Wand die Ureterenpapille mit den Ureteren, die beide an ihrer Mündungsstelle getroffen sind. In der Blase tritt der faltenfreie Bezirk gut hervor.

Drei Schnitte durch die Cowper'schen Drüsen, zu denen wir uns noch ganz kurz wenden wollen, geben die Textfigg. 71a—71c (25 : 1). Der erste Schnitt (71a) geht etwa durch die Mitte der Drüse, ihm folgen die beiden anderen (71b und 71c) in der Richtung gegen den Ausführungsgang. Hautwärts sitzt der Drüse

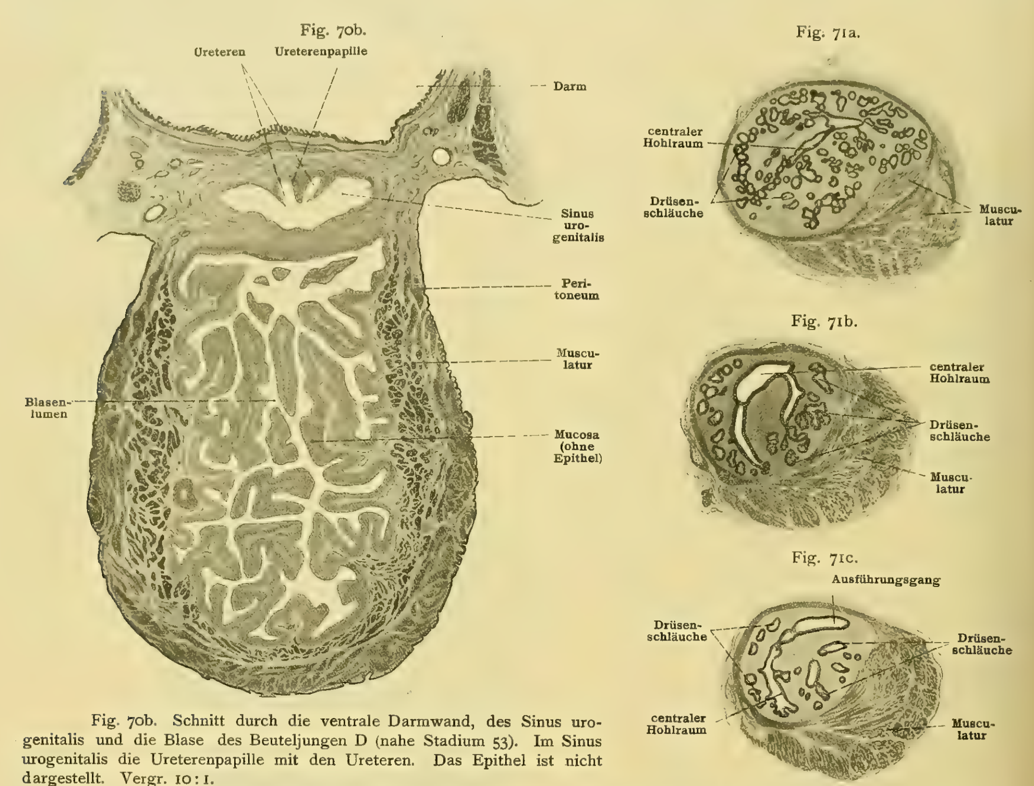


Fig. 70b. Schnitt durch die ventrale Darmwand, des Sinus urogenitalis und die Blase des Beuteljungen D (nahe Stadium 53). Im Sinus urogenitalis die Ureterenpapille mit den Ureteren. Das Epithel ist nicht dargestellt. Vergr. 10 : 1.

Fig. 71a—c. Drei Schnitte durch die eine Cowper'sche Drüse des Beuteljungen D (nahe Stadium 53). 71a etwa in der Mitte, 71b u. c gegen den Ausführungsgang hin. Vergr. 25 : 1.

eine gut entwickelte Kappe quergestreifter Musculatur auf, deren äussere Bündel schräg und quer, deren innere längs getroffen sind. Die Schläuche der Drüse entleeren sich in einen ziemlich grossen Hohlraum, in demselben wird das Secret der Drüse jedenfalls angesammelt werden, um dann gegebenen Falles durch die Contraction der kräftigen Musculatur schubweise entleert zu werden.

Ich hätte die Cowper'schen Drüsen des Beuteljungen D gerne mit denen des erwachsenen Thieres verglichen, doch war der Erhaltungszustand des mir von erwachsenen Thieren zu Gebote stehenden Materials nicht genügend.

Anhangsweise bilde ich noch die Kloaken einiger erwachsenen *Echidna* und ihre Geschlechtsglieder ab.

Tafelfig. 34 zeigt die geschlossene Kloake eines grossen Weibchens mit wohlentwickeltem Beutel. Tafelfig. 35 giebt die Kloake eines ziemlich kleinen Männchens, die während der Defäcation fixirt worden

ist. Der Koth ist weggespült; man erkennt die Gruben in der Umgebung der Kloakenöffnung, in denen die Talgdrüsen und Knäueldrüsen münden.

Textfig. 36a und 36b sind nach einem grossen, brünstigen Männchen gezeichnet; der Penis ist am Beginn oder am Ende der Erection, wenn man nicht annehmen will, dass er im Brunstzustande vielleicht dauernd die gleiche Lage hat. Das lässt sich nur durch Beobachtung der lebenden Thiere entscheiden.

Tafelfig. 36a zeigt das ganze caudale Ende des Thieres, Tafelfig. 36b die Kloakenöffnung mit dem Penis (*Ggld*) in natürlicher Grösse. Aus der Kloakenöffnung ragt der von der Präputialscheide (*Prpsch*) umgebene Penis etwas hervor. Leider ist er sehr verdrückt.

Anmerkung.

Ich gebe hier als Anmerkung die Sectionsergebnisse des brünstigen Männchens: Grosses Männchen. Innere Theile schlecht conservirt. Aus der Kloakenöffnung schaut der Penis, von der Präputialscheide zum Theil umhüllt. Er hat durch Druck sehr gelitten. Die ganze Kloakengegend ist übrigens vorgewölbt, doch ist sie nicht eigentlich vorgestülpt, was man daran erkennen kann, dass die Mündungen der Drüsen des Kloakenumfanges nach innen vom Rande der Kloake liegen. Nur aus einer dieser Oeffnung ragte ein kleines Haar hervor. Die Oeffnung des Sinus urogenitalis in die Kloake ist sehr klein, bei vorsichtigem Sondiren nicht durchgängig. Eine Art Klappenmechanismus sichert diesen Schluss. Ob auch eine Verklebung vorliegt, muss fraglich bleiben. So ist nach dem vorliegenden Befunde wohl zu erwägen, ob nicht beim männlichen Thier auch der Harn durch die Samenröhre geht. Experimente am lebenden Thiere werden da Entscheidung bringen.

Im lymphatischen Theil der Kloake sind die lymphatischen Organe bräunlich gefärbt und erscheinen wie grössere und kleinere Flecken auf hellem Grunde. Der Penis ist stark S-förmig verkrümmt, seine Glans ganz verdrückt. Vom Ende der Corpora fibrosa geht ein Muskel, von dem Retractor Penis durch eine Sehnenraphe getrennt, auf die dorsale Seite des Schwanzes über. Die COWPER'schen Drüsen sind sehr gross (20:10:10 mm).

Die Tafelfigg. 37a, 37b, 38a, 38b und 39 stellen Geschlechtsglieder, die Tafelfigg. 37a, 37b und 38a, 38b von zwei erwachsenen Männchen, Tafelfig. 39 das Geschlechtsglied eines erwachsenen Weibchens dar. Die Tafelfigg. 37a und 38a geben die männlichen Geschlechtsglieder von der oberen, die Tafelfigg. 37b und 38b dieselben von der unteren Seite. Ich mache auf die kleinen Papillen, welche an der Basis der vier grossen Papillen auf niedrigen Falten stehen, aufmerksam; sogar beim weiblichen Geschlechtsgliede kann man sie bei sorgfältiger Betrachtung erkennen. Auf der Tafelfig. 38b sieht man auf den grossen Papillen die ausserordentlich feinen und sehr zahlreichen Oeffnungen der Samenröhre. Noch viel stärker wie in den hier abgebildeten Geschlechtsgliedern sind die oben hervorgehobenen kleinen Papillen bei dem brünstigen Männchen entwickelt. Da aber sein Geschlechtsglied durch Druck ganz verunstaltet ist, begnüge ich mich hier damit, einige der Papillen isolirt zur Darstellung zu bringen (Tafelfig. 40 und 40a). Man kann bei diesem Thier geradezu von kleinen, mit ihrer Spitze rückwärts gerichteten Hornzähnchen sprechen. Tafelfigur 41 giebt den sagittalen Medianschnitt durch solch ein Zähnchen (*Hz*). BOAS [1]) hat entsprechende Verhältnisse bei *Echidna*, wahrscheinlich wegen des ungeeigneten Zustandes des ihm für seine Untersuchung zur Verfügung stehenden Materials, nicht gefunden.

Zusammenfassung.

Versuche ich jetzt kurz im Zusammenhang darzustellen, was ich bei der Untersuchung des Urogenitalapparates der mir vorliegenden Embryonen und Beuteljungen von *Echidna* gefunden habe.

1) BOAS, J. E V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. GEGENBAUR's Morpholog. Jahrb. Bd. XVII, 1891.

1) Ob den *Echidna*-Embryonen eine Vorniere zukommt, lässt sich an dem mir vorliegenden Material mit Sicherheit nicht ausmachen, weil so junge Stadien, wie sie zur Entscheidung dieser Frage nöthig sind, mir nicht zu Gebote standen. Man kann aber feststellen, dass bei den jüngsten Exemplaren (Stadium 40—42) cranial von der wohlentwickelten Urniere Reste eines Excretionsorganes liegen, das sich durch die Lage seiner Trichter und den Charakter seiner Kanäle von der Urniere unterscheidet. Es kann sich hier entweder um einen cranialen abgeänderten Theil der Urniere oder um eine Vorniere handeln. Da nun die Frage, ob sich die Vorniere principiell von der Urniere unterscheidet, bis dahin überhaupt noch zweifelhaft ist (vergl. BRAUER [1]), werde ich es wagen dürfen, diesen cranialen Theil des Excretionssystems als Vorniere anzusprechen. Hervorzuheben ist das Vorkommen von mehreren Nephrostomen und die Abwesenheit von Glomeruli in diesem Gebiet. In einem niedrigen Wulst medial von der Vornierenanlage sehe ich die Anlage der Nebenniere; der Wulst ist wohl nicht als freier Glomerulus oder Glomus der Vorniere zu deuten. Die Bildungen, welche ich als Vorniere angesprochen habe, schwinden schon frühzeitig und vollständig.

2) Die Urniere der *Echidna* erreicht eine hohe Entwickelung, sie ist durch zahlreiche und wohlentwickelte Peritonealtrichter ausgezeichnet, welche erst in späteren Stadien schwinden. Zur Zeit, wenn das Thierchen ausschlüpft, also aus dem Stadium des Embryo in das des Beuteljungen übergeht, ist die Urniere noch recht gut entwickelt, und es ist sehr wohl möglich, dass sie während des Aufenthaltes im Beutel noch eine Zeit lang neben der definitiven Niere funktionirt. Von Glomeruli der Urniere aus lassen sich epitheliale Stränge gegen die Keimdrüse hin verfolgen, deren Schicksal im Einzelnen ich aber nicht feststellen konnte. Ich gewann den Eindruck, dass sie nur zum ableitenden Apparat des Hodens würden. Keinen meiner Befunde konnte ich so deuten, als wenn sie einen zum Aufbau der eigentlichen männlichen oder weiblichen Keimdrüse wesentlichen Bestandtheil (Geschlechtszellen, Follikelzellen, epitheliale Zellen der Hodenkanälchen) beitrügen..

3) Die Keimdrüsen der *Echidna* scheinen sich durchaus in gleicher Weise zu entwickeln, wie bei den anderen Amnioten. Auf die vielen hier noch strittigen Punkte einzugehen, dazu reicht das Material und sein Erhaltungszustand nicht aus. Die geschlechtliche Differenzirung der Keimdrüse konnte ich erst verhältnissmässig spät (nach dem Ausschlüpfen) erkennen. Die Anlage der Keimdrüse ist zunächst über ein grosses Gebiet ausgedehnt. Cranial schliesst sich an sie, ohne scharfe Abgrenzung, die Anlage der Nebenniere, die bereits vor dem Auftreten der Keimdrüse kenntlich ist.

4) Als erste Anlage der Nebenniere möchte ich einen schon bei dem Embryo 40 medial von der Vorniere liegenden Wulst ansprechen. Dieser Wulst steht in naher Lagebeziehung zu den Trichtern der Vorniere und setzt sich caudal in das Blastem fort, aus dem die Keimdrüsen entstehen, als Mutterboden der Nebennieren würde — ich habe hierbei die Rinde der Nebenniere im Auge — das Cölomepithel aufzufassen sein. Dass der Sympathicus schon frühzeitig in nahe Lagebeziehung zur Nebennierenanlage tritt, ist zweifellos, aber erst sehr spät wuchert er wirklich in das Innere der Rindenanlage hinein resp. wird von ihr umwachsen. Es geschieht das im Stadium 50 etwa, und man kann diesen Process beim Beuteljungen A sehr gut verfolgen. Diese späte Vereinigung des Rinden- und des Marktheiles der Nebenniere kann man wohl als Hindeutung auf Zustände bei niederen Vertebraten auffassen, in denen noch beide Bestandtheile der Nebenniere der Amnioten als Interrenal- und Suprarenalorgan ein gesondertes Dasein führen.

5) Die MÜLLER'schen Gänge bilden sich wie bei anderen Säugern und Amnioten, d. h. das Cölomepithel an der lateralen Seite des cranialen Endes der Urnieren bildet eine Einstülpung, von der aus der

2) BRAUER, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwickelung der Excretionsorgane. Zoolog. Jahrb., Bd. XVI, 1902 (vergl. besonders p. 141 ff.).

MÜLLER'sche Gang selbständig, ohne weitere Betheiligung des Cölomepithels oder des Mesenchyms caudalwärts wächst. Ursprünglich liegt der MÜLLER'sche Gang lateralwärts vom WOLFF'schen. Gegen sein caudales Ende hin rückt der MÜLLER'sche Gang mehr medial und mündet dicht cranial vom WOLFF'schen Gang in die Genitaltasche. Es ist also auch schon bei Monotremen die Lageänderung des MÜLLER'schen Ganges gegenüber dem WOLFF'schen, die sich bei den höheren Säugern findet, wenigstens angebahnt.

6) Die Nierenknospen sprossen aus der medialen Seite der WOLFF'schen Gänge hervor und bleiben medial gelagert. Schliesslich wird das caudale Ende der WOLFF'schen Gänge in den Sinus urogenitalis aufgenommen, und so trennen sich die Ureteren von den WOLFF'schen Gängen, von denen sie sich durch Wachsen des zwischen ihnen und den WOLFF'schen Gängen gelegenen Gebietes allmählig noch weiter entfernen. Eine gewisse active Wanderung nach der Medianebene oder eine Rückbildung des zwischen ihren Mündungen gelegenen Bezirkes wird man aber ausserdem annehmen müssen, denn später münden sie ganz dicht neben der medianen Sagittalebene auf der Ureterenpapille, von der noch zu reden ist. Aus den Nierenknospen entstehen nur die Ureteren (Nierengänge), das Nierenbecken und die Tubuli recti der Niere, also der ableitende Harnapparat.

7) Die Tubuli contorti und die Glomeruli der definitiven Niere bilden sich, daran kann bei *Echidna* gar kein Zweifel sein, aus dem die Nierenknospen und später die Anlage der Nierenbecken und der Tubuli recti umgebenden Nierenblastem. Das Nierenblastem bildet ursprünglich die directe caudale Fortsetzung des Urnierenblastems, aus dem sich die Tubuli contorti und die Glomeruli der Urniere herausdifferenziren. Es kann auch nach den Untersuchungen an *Echidna* wohl kein Zweifel daran bestehen, dass die Nieren und Urnieren genetisch aufs engste zusammengehören und irgend ein principieller Unterschied zwischen beiden excretorischen Organen morphologisch nicht besteht.

8) *Echidna* hat in frühen Embryonalstadien eine grosse entodermale Kloake.

9) Die entodermale Kloake setzt sich caudal in einen wohlentwickelten Schwanzdarm fort.

10) Der Schwanzdarm steht noch bei den Embryonen 40 und 41 durch einen Canalis neurentericus mit dem Medullarrohr in Verbindung. Wir dürfen das Vorkommen eines Canalis neurentericus bei so weit entwickelten Embryonen wohl als eine Reptilienähnlichkeit ansprechen.

11) Die entodermale Kloake wird ventral durch eine von Ektoderm und Entoderm gebildete Kloakenmembran verschlossen, die bis zum caudalen Rande des Nabels reicht; dicht über dieser Stelle verlässt die Allantois, welche in diesem Stadium mit der Kloake in sehr weiter Verbindung steht, den Körper des Embryo.

12) Die entodermale Kloake wird durch eine frontale Scheidewand in einen ventralen Abschnitt, aus dem Harnblase und Sinus urogenitalis hervorgeht, und in einen dorsalen Abschnitt, der das entodermale Endstück des Darmes bildet, aufgetheilt. In den frühen Stadien erkennt man rechts und links von der frontalen Scheidewand zwei Falten an den Seitenwänden der entodermalen Kloake.

13) Die Auftheilung der entodermalen Kloake ist eine **vollständige**; es wird also ein **primitiver Damm** auch bei *Echidna* gebildet.

14) Die definitive Kloake von *Echidna* ist demnach eine Neubildung; sie entsteht dadurch, dass sich die Umgebung der Oeffnung des Sinus urogenitalis und des Afters in die Tiefe senkt. Das Epithel, das die definitive Kloake bei *Echidna* auskleidet, ist daher ektodermaler Abstammung.

15) Der Urachus obliterirt; aus dem ventralen Abschnitt der ursprünglichen, entodermalen Kloake, differencirt sich die Harnblase und der Sinus urogenitalis. Es ist kaum anzunehmen, dass die Harnblase im Gebiet der ursprünglichen Allantois entsteht; es lässt sich dafür durchaus keine Beobachtung

anführen; andererseits ist zuzugeben, dass das Gebiet der Allantois gegen das der entodermalen Kloake nicht scharf abzugrenzen ist. Zwischen Harnblase und Sinus urogenitalis differencirt sich ein wohlcharakterisirter Verbindungsgang.

16) Die Harnblase dürfte als Harnrecipient erst nach dem Ausschlüpfen dienen. Erst um diese Zeit differencirt sich ihre sehr mächtige Musculatur, erst um diese Zeit, ja nicht einmal unmittelbar nach dem Ausschlüpfen hat auch der Apparat, der eine Füllung der Blase ermöglicht, eine Ausbildung erreicht, die ihn funktionsfähig erscheinen lässt. Wenn also vor dem Ausschlüpfen durch die Urniere und bald nach dem Ausschlüpfen vielleicht noch gleichzeitig von Niere und Urniere Harn gebildet werden sollte, so wird er, ohne in der Blase gesammelt zu werden, durch den Sinus urogenitalis abfliessen.

17) Am Sinus urogenitalis haben wir einen proximalen und einen distalen Theil zu unterscheiden.

18) Der proximale Theil des Sinus urogenitalis erweitert sich beträchtlich und ragt proximal etwas über den Verbindungskanal nach der Harnblase hinaus, besonders rechts und links. Hier bildet er die Genitaltaschen, in welche dicht übereinander cranial der Müller'che, caudal der Wolff'sche Gang auf einer kleinen Papille münden. Auf der dorsalen Wand des proximalen, erweiterten Theiles des Sinus urogenitalis erhebt sich medial eine grössere Papille, die Ureterenpapille. Auf der Höhe der Ureterenpapille münden auf zwei kleinen, dicht nebeneinander stehenden Papillen die Ureteren.

19) Wenn einige Zeit nach dem Ausschlüpfen die Ureterenpapille gut ausgebildet ist, so ragt sie in den Verbindungsgang vom Sinus urogenitalis zur Harnblase hinein und ihre Spitze, auf der die Ureteren münden, erreicht nahezu die Harnblase. Jetzt träufelt der Harn von der Ureterenpapille direkt in die Harnblase, deren Musculatur nun auch eine starke Ausbildung erreicht hat. Die Urnieren sind jetzt rückgebildet und secerniren sicher nicht mehr.

20) Die Schleimhaut der Harnblase weist ein sehr entwickeltes System von Falten auf, nur der Theil ihrer dorsalen Wand, welcher die Umgebung der Einmündung des Verbindungsganges bildet, ist von diesen Falten frei. Auch dadurch ist die Umgebung der Einmündung ausgezeichnet, dass ihr die Musculatur fehlt.

Bemerkenswerth ist weiter, dass sich an der Harnblase ein nicht unbedeutendes caudales Divertikel findet; eben dadurch wird bedingt, dass die Mündung des Verbindungsganges vom Sinus urogenitalis nicht am caudalen Ende der Blase, sondern in ihrer dorsalen Wand liegt.

21) Die Entleerung der Harnblase geschieht durch ihre starke Musculatur in der Weise, dass ihr Inhalt gegen die im muskelfreien Feld gelegene Mündung des Verbindungsganges gedrängt wird. Durch diese Contraction schwindet das caudale Divertikel der Blase. Gleichzeitig wird eben durch die Contraction der Musculatur der Verbindungsgang erweitert, besonders verbreitert, die Ureterenpapille abgeflacht und aus dem Verbindungsgang hinausgezogen. Der Harn hat jetzt freie Bahn in den Sinus urogenitalis, er wird offenbar mit bedeutender Kraft entleert, denn bei einem Beuteljungen (D), bei welchem sich die Blasenmusculatur in voller Contraction befand, war nicht nur der Harn, sondern auch ein grosser Theil des Epithels der Schleimhaut der Harnblase in den Sinus urogenitalis getrieben worden.

22) Das caudale Ende des Sinus urogenitalis, in das die Samenröhre und die Cowper'schen Drüsen einmünden, erhält noch ein ektodermales Ansatzstück, auf dessen Bildung ich unter 23 zurückkomme.

23) Die erste Entwickelung des Geschlechtsgliedes ist sehr bemerkenswerth. Bei dem Embryo 42 finden wir, dass die ganze ventrale Wand der entodermalen Kloake, besonders ihr cranialer

Theil ventral vorgewölbt ist. In diese Vorwölbung, welche ich zunächst als Kloakenhöcker bezeichnet habe, ragt der Hohlraum der entodermalen Kloake hinein; die ventrale Wand der Vorwölbung wird von der Kloakenmembran durchzogen, an der wir entodermalen und ektodermalen Antheil nicht mehr unterscheiden können. Die cranialen Theile des Epithels der Kloakenmembran, besonders zweifellos ihre aussengelegenen ektodermalen Zellen, sind in Wucherung gerathen und bilden eine unregelmässig gestaltete Hervorragung, welche man ihrer Gestalt nach etwa einem Blumenstrauss vergleichen kann. In den Mesodermzellen rechts und links vom cranialen Theile der Kloakenmembran müssen wir wohl die erste Anlage des Geschlechtsgliedes sehen. Wir haben also zunächst festzustellen, dass diese erste Anlage bei *Echidna* sich noch paarig darstellt, was sie ja ihres Ursprunges nach bis zum Menschen hinauf ist, was aber dort nicht so in die Erscheinung tritt. Die Anlage des Geschlechtsgliedes ist in diesem frühen Stadium bei *Echidna* auch dorsal gespalten. Freilich ist diese Anlage ja schlecht genug abgegrenzt, und besonders kann man nicht angeben, wie weit sie sich caudal erstreckt. Eine weitere Schwierigkeit wird dadurch gegeben, dass sich die entodermale Kloake in diesem frühen Stadium mit ihrem Hohlraum direkt in das Gebiet des eben im Entstehen begriffenen Genitalgliedes erstreckt. Es liegt nahe, auf dieses Stadium fussend, die Samenröhre, aus der entodermalen Kloake abzuleiten (vergl. darüber FLEISCHMANN und seine Schüler UNTERHÖSSEL, HELLMUTH und POMAYER[1]). Spätere Stadien aber sprechen gegen die Ableitung. Doch ich verfolge zunächst die weitere Ausgestaltung des Geschlechtshöckers. Wir erkennen, wie seine beiden Hälften sich vereinigen, und er immer kräftiger hervorragt. Der Theil der entodermalen Kloake, welcher in ihn hinein sich ausdehnt, wird dabei immer kleiner. Hat sich die entodermale Kloake in den Sinus urogenitalis und den Enddarm aufgetheilt, so öffnet sich der Sinus urogenitalis nach aussen, während der Darm zunächst noch geschlossen bleibt. Das Entoderm ragt jetzt offenbar noch in das Gebiet des Geschlechtshöckers hinein, und wo distal das Ende des Entoderms ist, lässt sich nicht mit Sicherheit angeben. Wir würden überhaupt über die Zugehörigkeit des Epithels der Samenröhre etwas Gewisses nicht aussagen können, wenn nicht in wieder etwas späteren Stadien durch die COWPER'schen Drüsen eine Grenzmarke zwischen entodermalem und ektodermalem Gebiet entstände.

Die COWPER'schen Drüsen entstehen an der Wurzel des Genitalhöckers, ziemlich weit entfernt von der Medianlinie, und zwar sicher im Gebiete des Ektoderm. Ueber die Verbindungslinie der Ursprungsstellen der COWPER'schen Drüsen dürfte das Entoderm distal nicht wesentlich hinausgehen. Der distale Theil der unteren Fläche des Genitalgliedes ist zweifellos vom Ektoderm überkleidet. Die Samenröhre entsteht nun zunächst als solider Epitelstrang dadurch, dass die Ränder des Geschlechtsgliedes sich über seiner unteren Fläche zusammenbiegen. Auch die Ursprungsstellen der COWPER'schen Drüsen nähern sich einander und erreichen fast die Mittellinie, und zwar in der Fortsetzung der dorsalen Wand des Sinus urogenitalis. Etwas distal davon beginnt die Samenröhre. Das Gebiet also, in welchem die Bildung der (ursprünglich soliden) Samenröhre beginnt, ist ektodermal und die Bildung der Samenröhre schreitet proximal nicht über die Einmündungsstelle der COWPER'schen Drüsen fort. Wir werden demnach die Anlage der Samenröhre als ektodermal anzusehen haben. Entodermal dagegen mag das kleine Divertikel an der dorsalen Wand des

1) FLEISCHMANN, A., Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. GEGENBAUR's Morpholog. Jahrb., Bd. 30, p. 539—675. FLEISCHMANN sagt p. 660, dass er durch das Studium vieler Schnittserien bestimmt worden ist, „die Hauptmasse der Kloakenmembran oder Kloakenplatte als entodermale Zellen anzusehen, die von einer einschichtigen Ektodermlage bedeckt sind.“ Ich habe diese Frage seiner Zeit (KEIBEL, F., Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abth., 1896, p. 129.) offen gelassen, einen bindenden Beweis, der sehr erwünscht wäre, bringt FLEISCHMANN nicht. So wird man diese Frage auch weiter unentschieden lassen müssen. Dass die Erkenntniss von dem entodermalen und ektodermalen Charakter der Kloakenmembran noch nicht ohne weiteres über den ektodermalen oder entodermalen der Samenröhre entscheidet, ergeben die weiteren Ausführungen.

Sinus urogenitalis sein, in das die Samenröhre einmündet, und rechts und links von ihr gegen die Basis dieses Divertikels hin die COWPER'schen Drüsen.

Die Fortsetzung des Sinus urogenitalis von dieser Stelle bis zu seiner Einmündung in die ektodermale Kloake ist dann, worauf ich bereits unter 22 hingewiesen habe, und wie aus dem eben Gesagten folgt, mit Epithel bekleidet, das vom Ektoderm stammt.

24) Im Gebiete des Sinus urogenitalis, und zwar im entodermalen Gebiet, bemerken wir im Stadium 53 die Anlagen von Drüsen.

25) Das Einsinken des Präputialsackes mit der ektodermalen Kloake zusammen zeigen die Tafelfigg. 19, 20, 24 und 32, seine Abschnürung von der Kloake durch Nahtbildung die Textfigg. 66a bis 66c. Spuren dieser Nahtbildung finden sich als Raphe auch noch beim erwachsenen Thier.

26) Der Theil der ektodermalen Kloake von der Einmündung des Sinus urogenitalis bis zur Einmündung des Darmes ist durch das Auftreten von besonderen Falten und von lymphatischen Organen ausgezeichnet.

27) Ringsum im Eingangsgebiet der Kloake bildet sich ein Kranz von Haaranlagen, aus deren Haarbalg mächtige Talgdrüsen und Knäueldrüsen aussprossen, denen gegenüber die Haare ganz zurücktreten.

28) Die Ausgestaltung der COWPER'schen Drüsen, deren Abstammung aus dem Ektoderm und deren Bedeutung für die Abgrenzung von ektodermalem und entodermalem Gebiet bereits hervorgehoben wurde, kann man in den Textfigg. 53a, 53b, 55a, 55b, 59a—59h und 71a—71c verfolgen. Die kräftig entwickelte Musculatur der COWPER'schen Drüsen stammt vom Hautmuskel ab.

29) Die Musculatur der Kloake stammt vom Hautmuskel ab, ebenso der Retractor Penis. Woher die Fortsetzung dieses Muskels, welche vom proximalen Ende des Corpus fibrosum zur dorsalen Seite des Schwanzes zieht, stammt, kann ich nicht angeben.

30) Die Urnierenfalten setzen sich in frühen Stadien in Falten fort, welche auf die seitliche Körperwand und ventral bis ins Lebergebiet übergreifen, es werden so zwei laterale Cölomnischen gebildet. Wahrscheinlich entstehen aus ihnen die Nischen unter dem Diaphragma, in denen später die Ostia abdominalia der MÜLLER'schen Gänge liegen. Eine so grosse Bedeutung, wie entsprechende Bildungen als dorsale und ventrale Zwerchfellpfeiler für die höheren Säuger haben, kommt diesen Falten bei *Echidna* jedenfalls nicht zu.

Anmerkung bei der Korrektur. Eben als ich diese Korrektur abschliesse, erhalte ich von Herrn Professor SPENGEL einen Brief, in welchem er mit Bezugnahme auf meine Arbeiten „Zur Anatomie des Urogenitalapparates der *Echidna aculeata* var. *typica*" (Anat. Anz., Bd. XXII, 1902) und „Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates von *Echidna*" (Verh. d. Anat. Ges. 1903) die Orientirung der Figuren beanstandet. Die dorsalen Theile hätten entsprechend ihrer Lage im Thier nach oben, die ventralen nach unten orientirt werden müssen. Ich erkenne an, dass diese Beanstandung eine Berechtigung hat, will mich auch nicht durch gleiche Sünden hervorragender Vorgänger entschuldigen. Auch in dieser Arbeit ist nun die gleiche Orientirung in den Figuren wie in den früheren durchgeführt und nicht mehr zu ändern, sie ergab sich aus der Montirung der Modelle und aus der dem menschlichen Anatomen geläufigen Darstellungsweise. Ich hoffe jedoch, dass, falls meine Figuren zum Vergleich mit Figuren in der von SPENGEL mit Recht bevorzugten Orientirung verwendet werden sollten, es keine irgend wesentlichen Schwierigkeiten machen wird, sie in die entsprechende Lage zu bringen.

Zur Entwickelung der Leber, des Pankreas und der Milz bei Echidna aculeata var. typica.

Von

Franz Keibel.

Mit Tafel XXXVI und 34 Figuren im Text.

Die Entwickelung von Leber, Pankreas und Milz ist in den letzten Jahren vielfach und bei einer ganzen Reihe von Wirbelthieren der verschiedenen Klassen und Ordnungen untersucht worden. HANS PIPER [1]), dessen Arbeit unter meinen Augen entstanden ist, giebt über alle bis 1902 erschienenen Arbeiten einen historisch-kritischen Bericht; auch JEAN-AMÉDÉE WEBER [2]) bespricht in seiner 1903 erschienenen Thèse die ganze einschlägige Literatur ausführlich; so ist ein näheres Eingehen auf die Literatur hier nicht mehr nöthig. Erwähnt sei nur, dass, wenn ich die Entwickelung der Milz im Anschluss an die von Leber und Pankreas bespreche, dieser Anschluss nicht durch innere Verwandtschaft in der Entwickelung von Leber und Pankreas einerseits, der Milz andererseits gegeben wird. Die Beziehungen der Milz zu den grossen vom Entoderm abstammenden Darmdrüsen, besonders zum Pankreas, sind rein topographische; die Anschauungen, welche die Milz in irgend einer Form vom Entoderm ableiteten, können als überwunden angesehen werden; selbst den Angaben von KUPFFER [3]) (1892 und 1893), dass sich die Milz bei *Petromyzon Planeri* und bei *Acipenser sturio* aus einer dorsalen Pankreasanlage herausbilde, kann, nachdem NICOLAS [4]) beim Sterlet (*Acipenser ruthenus*) einen Entwickelungsmodus nachgewiesen hat, der mit dem sonst bei Vertebraten beobachteten vollkommen übereinstimmt, und nachdem das Gleiche durch PIPER [5]) für einen Knochenganoiden, *Amia*, geschehen ist, wohl kein besonderes Gewicht mehr beigemessen werden.

Die jüngsten sehr auffallenden Angaben von GLAS [6]) über die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix* haben bereits durch PIPER in seiner Dissertation eine sehr berechtigte Kritik erfahren und sind durch TONKOFF [7]) definitiv widerlegt.

Ich schildere hier zunächst die Befunde von Leber, Gallenblase und Pankreas bei den einzelnen Embryonen, bespreche dann die Entwickelung der Milz in gleicher Weise und schliesse mit einer ganz kurzen Zusammenfassung.

---

1) H. PIPER, Die Entwickelung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Freiburger med. Diss. 1902.

2) JEAN-AMÉDÉE WEBER, L'origine des glandes annexes de l'intestin moyen chez les vertébrés. Med. Thèse de Nancy, Paris. Masson et Cie., 1903.

3) KUPFFER, Ueber die Entwickelung von Milz und Pankreas. Münch. med. Abhandl., VII Reihe, Heft 4, 1902. — Ueber das Pankreas bei *Ammocoetes*. S.-B. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München, 1893, Heft 2 u. 3.

4) A. NICOLAS, Le développement du foie, du pancréas et de la rate chez le sterlet. Comptes rendus de l'Assoc. des Anatomistes, 5e session, Liège 1903.

5) H. PIPER, Die Entwickelung von Leber, Pankreas, Schwimmblase und Milz bei *Amia calva*. Verh. d. Anat. Ges. Halle 1902. — Die Entwickelung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva*. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., Suppl.-Bd. 1902.

6) E. GLAS, Ueber die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. S.-B. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. CIX, Abth. 3, 1900 . Vergl. auch: Zur Frage der Milzentwickelung. Anat. Anz., Bd. XXI, 1901.

7) W. TONKOFF, Ueber die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.

Die Entwickelung von Leber, Gallenblase und Pankreas.

Echidna-Embryo 40.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 40.)

Die Leber ist bei dem jüngsten mir zur Verfügung stehenden Embryo — *Echidna*-Embryo 40 — bereits ziemlich weit entwickelt. Auf den Textfigg. 1, 2 (Textfig. 3 und 4 meiner Arbeit über die Entwickelung des Urogenitalapparates von *Echidna*) und 3 sieht man ihr netzförmig angeordnetes Balkenwerk.

Eine grössere Anzahl von Ausführungsgängen der Leber münden in einen breiten, in dorso-ventraler Richtung comprimirten Kanal. Aus der ventralen Wand dieses Kanales geht die auffallend breite, zweigelappte Anlage der Gallenblase hervor.

Die rechte und linke ventrale Pankreasanlage entsteht etwas weiter darmwärts von der rechten und linken Kante des gleichen Kanales, den wir die kurze Strecke zwischen der Anlage der Gallenblase und dem Darm Ductus choledochus nennen können. Die rechte ventrale Pankreasanlage ist etwas grösser als die linke. Der Ductus choledochus mündet dicht am cranialen Rande des noch sehr weiten Darmnabels. Die starke Breitenausdehnung und die Zweilappigkeit der Gallenblase mag noch auf die in der ventralen Medianlinie erfolgte Vereinigung dieser Theile des Darmes bei dem in cranio-caudaler Richtung erfolgenden Schluss des Darmes zurückzuführen sein. Diese Annahme wird sowohl dadurch, dass die eben genannte Eigenthümlichkeit der Gallenblase später bald schwindet, als auch durch Beobachtungen an Vogelembryonen unterstützt. Man vergleiche dazu die Angaben von ABRAHAM[1]) (1901) und HILDEBRANDT[2]) über die Leberentwickelung bei Vögeln, bei denen die erste Leberanlage, wenn sie verhältnissmässig frühzeitig erscheint, in Folge der Dottermenge und des durch diese verzögerten Schlusses des Darmnabels paarig auftreten kann.

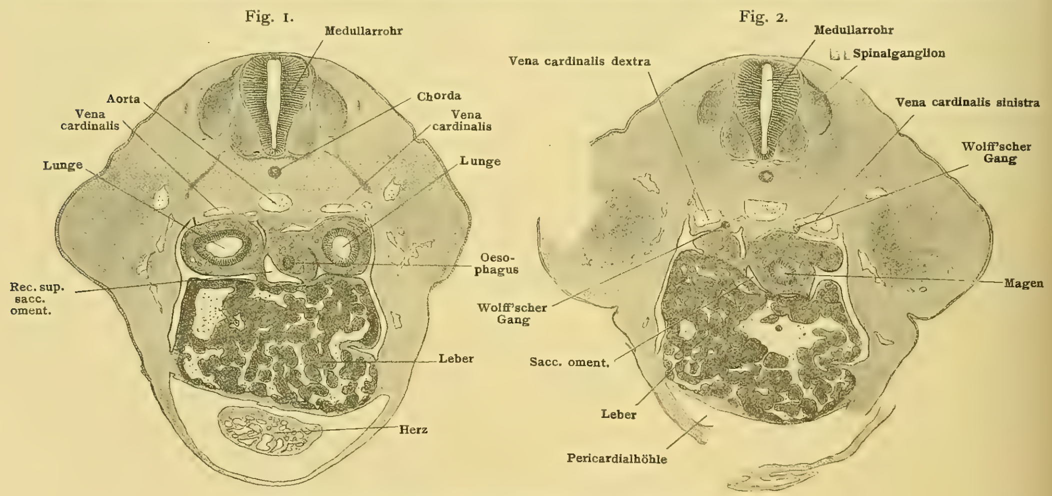


Fig. 1 und 2. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

Die Anlage des dorsalen Pankreas ist bei *Echidna* 40 als eine nicht unbedeutende, aber nicht scharf abgegrenzte Wucherung der dorsalen Darmwand caudal von der noch wenig ausgesprochenen Magenanlage zu finden.

1) K. ABRAHAM, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*) Anat. Hefte, Hefte 56/57, 1901.

2) W. HILDEBRANDT, Die erste Leberentwickelung beim Vogel. Freib. med. Diss. 1902 u. Anat. Hefte, 1902.

Sie erscheint auf ihrer Oberfläche ausgesprochen höckerig. Ob diese Höcker noch mit den von Weber (1903) als erste Anlagen des Pankreas bei anderen Amnioten beschriebenen verglichen werden dürfen, kann beim Fehlen jüngerer Stadien für *Echidna* nicht entschieden werden.

Ich habe das Darmstück vom caudalen Ende des Magens bis zum Darmnabel mit dem Ausführungsgang der Leber und den Pankreasanlagen bei 100-maliger Vergrösseruug modellirt und gebe hier zwei

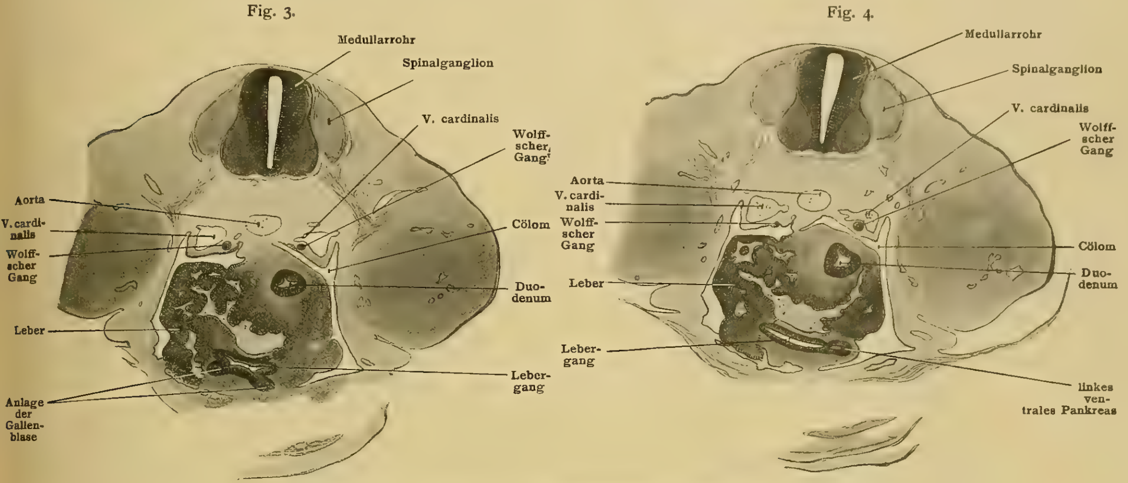


Fig. 3 und 4. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

Abbildungen des Modelles, die eine das Modell von links (Tafelfig. 1), die andere von ventro-cranial (Tafelfig. 2) darstellend. Nach dem eben Gesagten und den Figurenbezeichnungen ist eine genauere Erklärung nicht nöthig. Die eigenthümliche, in die Breite gezogene, zweilappige, fast paarige Form der Gallenblasenanlage fällt in der Ansicht von cranio-ventral gut ins Auge. Eine Anzahl von Querschnittsabbildungen mögen die durch die Modelle gewonnenen Anschauungen ergänzen.

Textfig. 1 giebt einen Schnitt wieder, der durch den cranialen Theil des Wurzelgebietes der vorderen Extremitäten gegangen ist. Wir finden in dorso-ventraler Richtung in der Leibeshöhle die Lungen, den Oesophagus und die Leber. Ventral von der Leber ist das Gebiet des Herzbeutels mit der Spitze des Herzens getroffen. An der dorsalen Seite der Leibeshöhle erkennt man die Ausläufer der Urnierenfalten, vor und rechts vom Oesophagus den gegen die Bauchhöhle bereits vollkommen abgeschlossenen periösophagealen Raum (Rec. superior sacci omentalis). Das Balkenwerk der schon ziemlich grossen Leber tritt deutlich hervor. 9 Schnitte von 10 μ weiter caudal liegt der in Textfig. 2 abgebildete Schnitt. Der entodermale Theil der Lungenanlage ist nicht mehr getroffen, der Oesophagus beginnt sich zum Magen zu erweitern, der periösophageale Raum schwindet. Das Herz ist nicht mehr getroffen, wohl aber der caudale Theil des Herzbeutels, der verletzt ist. Die Leber erscheint ähnlich wie im vorigen Schnitt. — Textfig. 3, 10 Schnitte von 0,1 mm weiter caudal, sind die Lungen gänzlich geschwunden, ebenso der periösophageale Raum. An Stelle des Oesophagus ist der Magen getreten. Das Gebiet der Leber ist kleiner, vielfach lassen sich die Leberbalken gegen das periphere Mesenchym nicht ganz scharf abgrenzen, was auch in der Abbildung zur Darstellung gebracht ist. Ventral von der Leber liegt der breite Lebergang, in den man von dorsal her 2 Ductus hepatici aus dem Lebergebälk einmünden sieht, und von dem ventral die zweigelappte Anlage der Gallen-

blase ihren Ursprung nimmt. Weiter ventral ist der Schnitt wie die vorhergehenden und folgenden etwas verletzt. 3 Schnitte von 10 μ weiter caudal (Textfig. 4) ist die Anlage der Gallenblase verschwunden, wir finden einen sehr breiten Ductus choledochus, von dem nach links hin ein Divertikel ausgeht, die Anlage des linken ventralen Pankreas. Noch 2 Schnitte weiter caudal (Textfig. 5) kann man ausser der noch in den Schnitt fallenden Anlage des linken ventralen Pankreas auch die des rechten ventralen Pankreas erkennen. Wieder 2 Schnitte weiter caudal (Textfig. 6) ist die linke ventrale Pankreasanlage verschwunden, während die rechte um so deutlicher

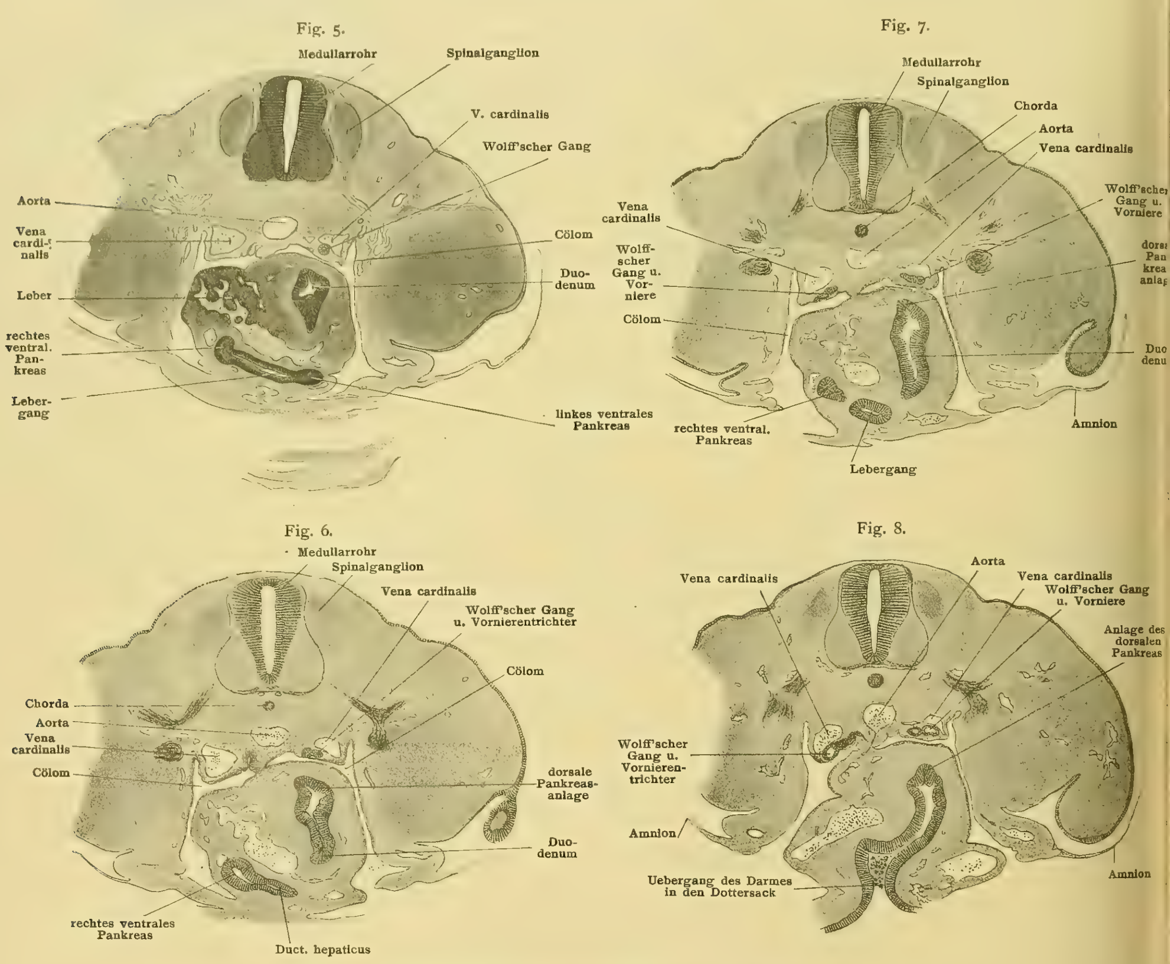


Fig. 5—8. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

hervortritt. Die Leber ist verschwunden, und der Magen geht in das Duodenum über. Auch in Textfig. 7, weitere 2 Schnitte caudal, ist noch die rechte ventrale Pankreasanlage getroffen, nunmehr nicht mehr in Verbindung mit dem Ductus choledochus; auch auf diesem Schnitt kann man den Uebergang des Magens in das Duodenum erkennen. Wenige Schnitte (5) weiter, und das Duodenum öffnet sich in den Dottersack; wir sind

am cranialen Rande des Darmnabels. In diesen Schnitten und etwas weiter caudal findet sich die Anlage des dorsalen Pankreas. Textfig. 8 giebt den 9. Schnitt nach der Textfig. 7, den 4., nachdem die Verbindung zwischen Duodenum und Dottersack kenntlich wurde. Die unregelmässigen Ausbuchtungen am dorsalen Umfange des Darmes sind als die frühen Anlagen des dorsalen Pankreas aufzufassen.

Echidna-Embryo 41.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 41.)

Ein wenig weiter entwickelt sind die Anlagen von Leber, Gallenblase und Pankreas bei dem *Echidna*-Embryo 41. Ich habe sie bei 100-facher Vergrösserung modellirt, und in der Tafelfig. 3 ist das Modell von der ventralen, in Tafelfig. 4 von der caudalen Seite dargestellt. In Tafelfig. 3 ist das mitmodellirte Stück der Leber nur im Umriss, in Tafelfig. 4 gar nicht wiedergegeben. In Tafelfig. 3 sind die Ausführungsgänge der Leber nicht einzeln dargestellt, sondern die Schnittfläche der Leber am Leberhilus ist einfach schraffirt. Die Anlage der Gallenblase hat sich concentrirt und lässt von der beim *Echidna*-Embryo 40 so deutlichen

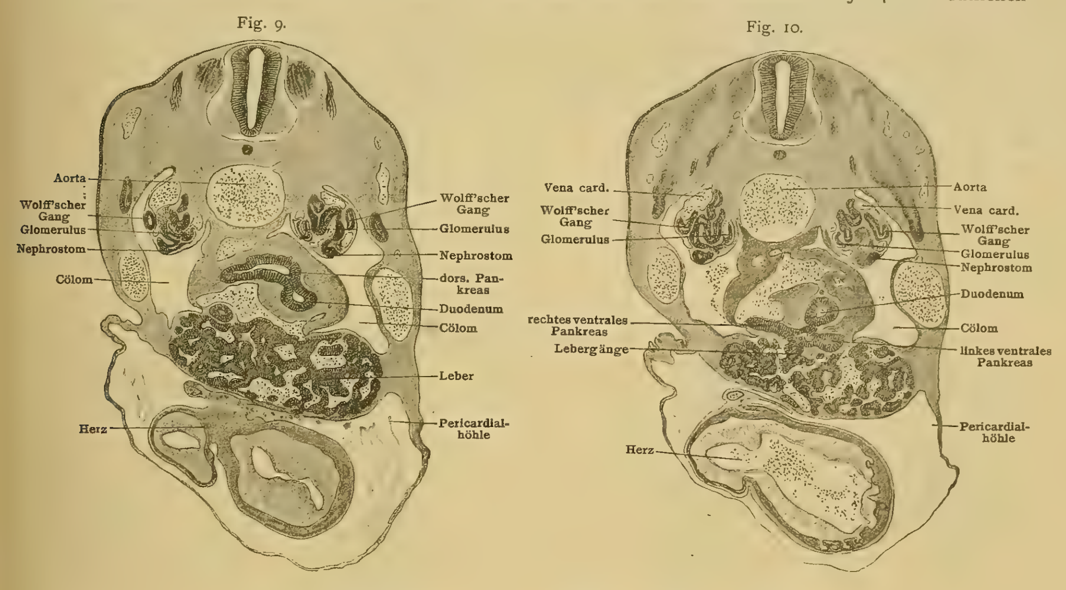


Fig. 9 und 10. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Zweilappung nichts mehr erkennen; sie ist solide (s. Textfig. 11). Das rechte ventrale Pankreas erscheint auch bei diesem Embryo grösser als das linke. Das dorsale Pankreas ist bedeutend in der Entwickelung vorgeschritten, es ist jetzt gestielt und setzt sich daher deutlich gegen den Darm ab. Von den einzelnen beim Embryo 40 erwähnten Höckern ist nichts mehr zu erkennen. Textfig. 9—11 geben auch hier in Abbildungen von Schnitten Ergänzungen zu den Abbildungen der Modelle. In allen 3 Figuren erkennen wir die Peritonealhöhle mit dem Duodenum; ventralwärts wird dieselbe durch das Septum transversum, in welchem sich die Leberanlage befindet, von dem Herzbeutel mit der Herzanlage getrennt; dorsal ragen stattliche Urnierenfalten in sie hinein, und durch das Duodenum mit seinem Mesenterium dorsale und ventrale wird sie vollkommen in eine rechte und linke Hälfte geschieden.

In Textfig. 9 geht der Schnitt durch die nun schon deutlich gestielte dorsale Pankreasanlage. In den Modellen, wie hier im Schnittbilde, sehen wir das dorsale Pankreas stark nach rechts verlagert. Dadurch wird die Vereinigung des dorsalen Pankreas mit dem rechten ventralen Pankreas bereits angebahnt. Der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas mündet noch genau dorsal in den Darm. 7 Schnitte von 10 μ weiter caudal sehen wir ventral vom Duodenum, schon in Verbindung mit demselben, den Ductus choledochus, aus dem rechts und links die beiden ventralen Pankreasanlagen hervorsprossen. Weiter ventral sehen wir aus dem Lebergebälk Gänge sich zum Lebergang vereinen, in den gerade an dieser Stelle auch von caudal her der Ductus cysticus einmündet; das kann man natürlich im Schnitte nicht erkennen, das muss dem Modell entnommen werden. Die Anlage der Gallenblase selbst ist in Textfig. 11 (7 Schnitte von 10 μ caudal von Textfig. 10) zu erkennen. Sie erscheint im Schnitt als eine solide, rundliche Epithelmasse.

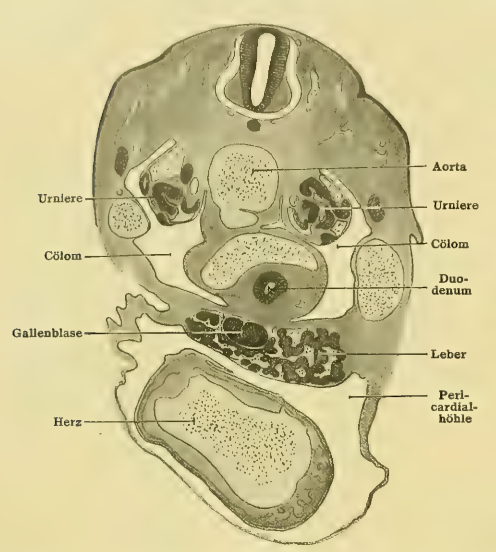


Fig. 11. Querschnitt durch die Lebergegend des Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Echidna-Embryo 42.

(Semon, 1894, Taf. X, Fig. 42.)

Bei dem Embryo 42 tritt die Lappung der Leber, die sich schon bei den Embryonen 40 und 41 anbahnte, deutlich hervor (Textfig. 17, 18). Die Gallenblase hat sich gestreckt und erhält ein Lumen.

Das rechte ventrale Pankreas ist mit dem dorsalen Pankreas verschmolzen. Hervorgehoben sei, dass auch die linke ventrale Pankreasanlage Drüsensubstanz hervorbringt und dass beide Pankreasanlagen nicht mehr isolirt, jede für sich, sondern beide durch einen gemeinsamen Gang, einen Ductus Wirsungianus, in den Ductus choledochus einmünden.

Eine Reihe von Einzelheiten ergiebt die Betrachtung der abgebildeten Schnitte (Textfig. 12—21), zu deren Beschreibung wir uns alsbald wenden wollen. Nebenbei sei darauf aufmerksam gemacht, dass die Entwickelung des Magens bedeutende Fortschritte gemacht hat. Er hat beträchtlich an Grösse zugenommen, ist gegen Oesophagus und Duodenum gut begrenzt, und sein Pylorustheil hebt sich gegen den übrigen Magen deutlich ab.

Betrachten wir nun eine Reihe von Schnittbildern durch die uns hier interessirende Region des Embryo (Textfig. 12—21).

In allen Figuren haben wir an der dorsalen Wand der Peritonealhöhle die Urnieren mit den Anlagen der Keimdrüsen, ventral die Leber und den Magen, in den mehr caudalen Schnitten, wo die Leber mehr zurücktritt, auch Duodenum und Pankreas. — Textfig. 12 zeigt die Leber mächtig entwickelt, an ihr tritt die Lappenbildung deutlich hervor. Im ventralen Gebiet der Leber finden wir die Gallenblase angeschnitten. Etwas dorsal von ihr sehen wir, wie eine Anzahl von Lebergängen sich zu einem grösseren Kanal vereinigen. Der Magen ist im Cardiatheil getroffen, zwischen ihm und der rechten Leberhälfte geht der Schnitt durch die Bursa omentalis. Textfig. 13 giebt den 3. Schnitt weiter caudal. Das Lumen der Gallenblase ist hier tangirt — im nächsten Schnitt cranial ist es viel ausgedehnter —, von der Gallenblase

sehen wir einen Ductus cysticus in den grossen Leberausführungsgang einmünden, in den sich von rechts und dorsal aber auch noch kleinere Lebergänge ergiessen. Wir nennen den grossen Leberausführungsgang von hier an Ductus choledochus. Zwei Schnitte weiter caudal (Textfig. 14) ist die Gallenblase nur noch

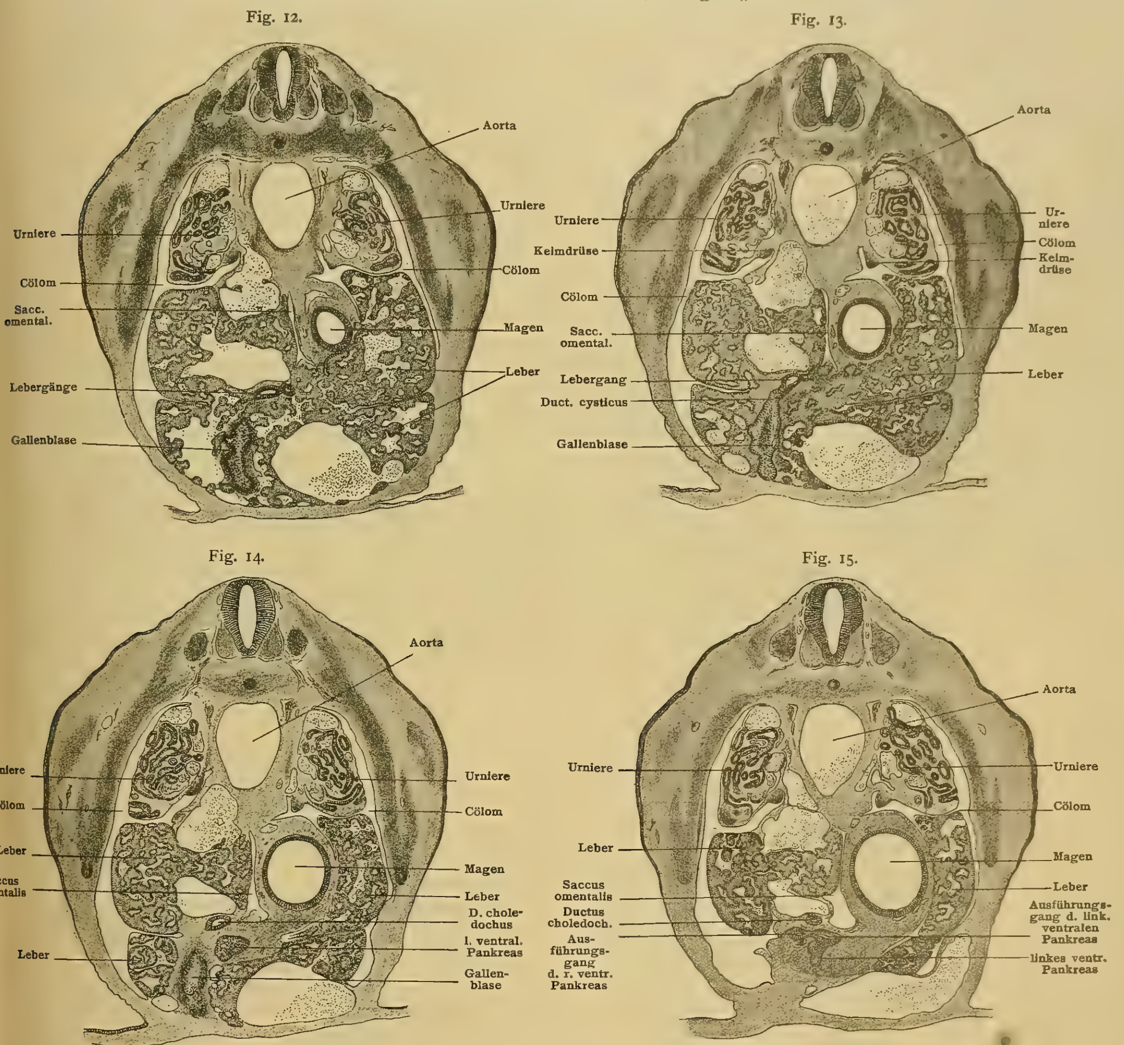


Fig. 12—15. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 42. Vergr. 40 : 1.

tangirt; zwischen ihr und dem Ductus choledochus, etwas nach links hin, ist das linke ventrale Pankreas angeschnitten. Wieder drei Schnitte weiter (Textfig. 15) ist die Gallenblase verschwunden, die Ausdehnung der Leber ist nur noch gering, dagegen tritt der Magen mehr in den Vordergrund. Ventral vom Ductus choledochus sehen wir den Ausführungsgang des linken und des rechten Pankreas zusammenfliessen und

einen grösseren Gang bilden; auch ist noch etwas vom linken Pankreas selbst getroffen. Es münden also, wie hervorzuheben ist, bereits in diesem Stadium das linke und rechte ventrale Pankreas nicht mehr jedes für sich gesondert in den Ductus choledochus. Es hat sich vielmehr ein gemeinsamer Ausführungsgang für beide gebildet. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass dieser gemeinsame Ausführungsgang sich auf Kosten des primitiven Ductus choledochus gebildet hat. Wenigstens kann ich mir einen anderen Entwickelungsmodus nicht vorstellen. Diese Bildung könnte in Folge von Abschnürung oder Divertikelbildung eintreten. Spuren von Abschnürung habe ich nicht gefunden, und so liegt es näher, die Bildung eines Divertikels vom Ductus choledochus aus anzunehmen, in dessen Bereich die Einmündungen

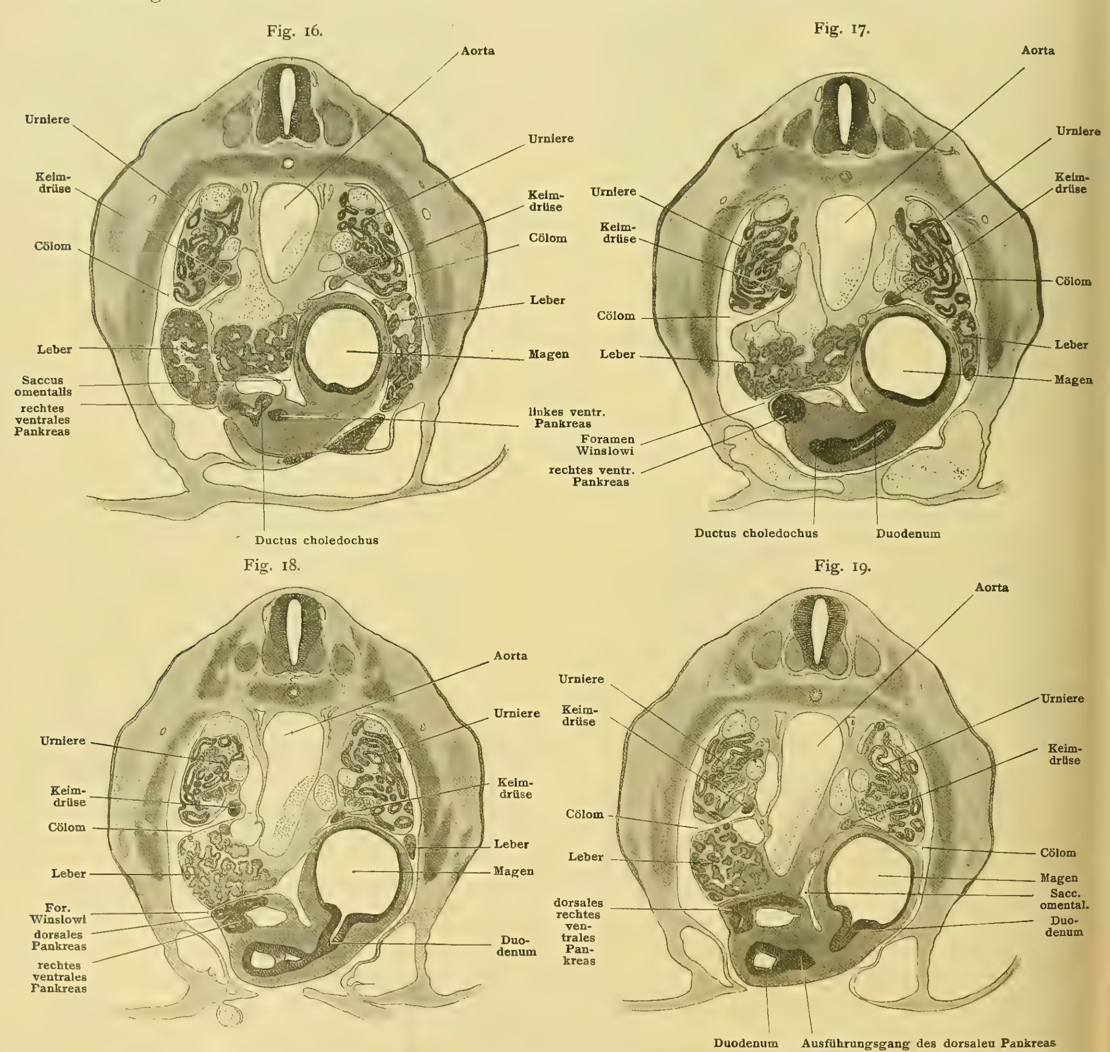


Fig. 16—19. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 42. Vergr. 40 : 1.

des rechten und linken ventralen Pankreas fallen. Immerhin möchte ich bei dem geringen vorliegenden Material diese Frage nicht als definitiv entschieden ansehen. — Wenden wir uns jetzt zu Textfig. 16, zwei Schnitte weiter caudal als Textfig. 15, so finden wir hier das linke ventrale Pankreas caudal gerade noch tangirt, ebenso tangirt das rechte, aber von der cranialen Seite her. Der kurze gemeinsame Ausführungsgang der beiden ventralen Pankreasanlagen mündet von ventral und etwas rechts in den Ductus choledochus. Der Schnitt 50 μ weiter caudal (Textfig. 17) geht durch das Foramen Winslowi, die rechte ventrale Pankreasanlage ist voll getroffen, der Ductus choledochus ist an seiner Einmündungsstelle ins Duodenum geschnitten. 6 Schnitte weiter caudal (Textfig. 18) ist das rechte ventrale Pankreas mit dem dorsalen Pankreas verschmolzen. Der Schnitt geht noch durch den Bereich des Foramen Winslowi. Man erkennt den Uebergang

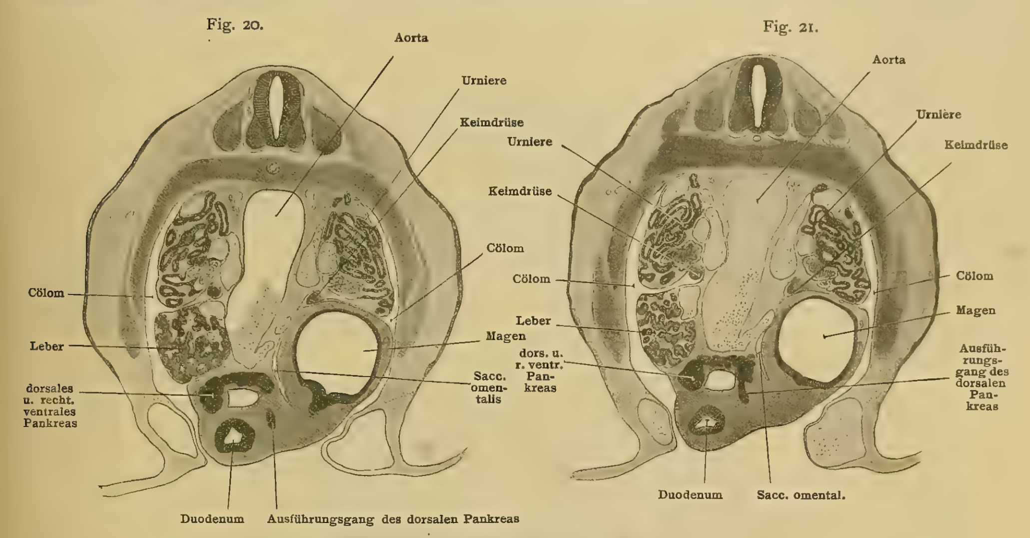


Fig. 20 und 21. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 42. Vergr. 40 : 1.

des Magens in das Duodenum. Das Magenepithel im Bereich des Pylorus setzt sich schon in diesem Stadium gegen das übrige Epithel des Magens ab. Dasselbe erkennt man auch noch an anderen der hier wiedergegebenen Schnitte. Textfig. 19, 2 Schnitte weiter caudal, sieht man wieder das mit dem rechten ventralen verwachsene dorsale Pankreas und erkennt den gerade an seiner Einmündungsstelle ins Duodenum getroffenen Ausführungsgang des dorsalen Pankreas. Der Schnitt geht durch den caudalen Rand des Foramen Winslowi. Die Textfigg. 20 und 21 stellen den 2. und den 4. Schnitt caudal von Textfig. 19 dar. Auf beiden ist der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas, der Ductus Santorinianus, getroffen, in Textfig. 21 können wir seinen Ursprung aus dem dorsalen Pankreas erkennen.

Echidna-Embryonen 43, 43a und 44.

(Semon, 1894; Taf. X, Fig. 43 und 44 der Embryo 43a nach der Etiquette etwas älter als der in Fig. 43 abgebildete.)

Die Verhältnisse von Leber und Pankreas bei den Embryonen 43, 43a und 44 brauche ich im Einzelnen nicht zu schildern. Natürlich werden durch das Wachsthum und die Lageänderung von Magen und

Duodenum die Einmündungsstellen des Ductus choledochus und des Ausführungsganges des dorsalen Pankreas in Mitleidenschaft gezogen. Ich hebe hervor, dass bei dem Embryo 44 die linke ventrale Pankreasanlage der dorsalen und der mit dieser verschmolzenen rechten ventralen Pankreasanlage so nahe gerückt ist, dass eine Verschmelzung aller drei Anlagen unmittelbar bevorsteht. Diese Verschmelzung ist bei dem Embryo 45a, zu dessen Beschreibung ich mich jetzt wende, eingetreten.

Echidna-Embryo 45a.

(Auf der Etiquette bezeichnet als etwa wie der von Semon [1894] abgebildete Embryo Taf. X, Fig. 45).

Von dem Embryo 45a habe ich die ganze caudale Hälfte bei 50-facher Vergrösserung modellirt, ausserdem aber auch noch die Pankreasanlagen, die Ductus hepatici, den Ductus cysticus und den Ductus choledochus bei 100-facher Vergrösserung.

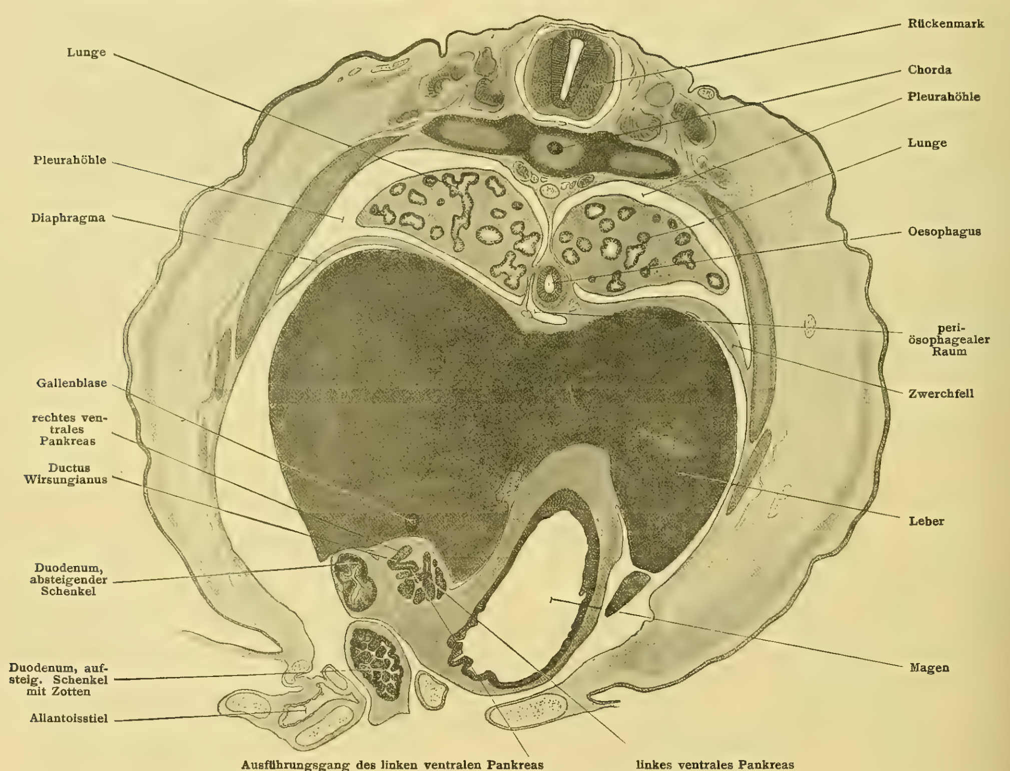


Fig. 22. Querschnitt durch die Lebergegend des Embryo 45a. Vergr. 40 : 1.

In Tafelfig. 5 ist ein Theil des ersten Modelles wiedergegeben. Wir erkennen den Magen, an den sich caudal die Anlage des Omentum mit der Milz anschliesst, die Duodenalschlinge und ein Stück des Enddarmes, von der ventralen Seite her dargestellt. Ein Theil des aufsteigenden Duodenalschenkels ist entfernt, und seine Umrisse sind nur durch feine Strichlinien angegeben. Das Pankreas und seine Ausführungsgänge sind freigelegt. Man erkennt bei der Abbildung des Modelles den Ausführungsgang des

dorsalen Pankreas, einen Theil des Ausführungsganges des linken ventralen Pankreas und den gemeinsamen Ausführungsgang der ventralen Pankreasanlagen, dessen weiterer Verlauf und dessen mit dem Ductus choledochus, in den er sich ergiesst, gemeinsame Einmündungsstelle in den Darm durch Punktirung angegeben ist.

Tafelfig. 6 zeigt die Abbildung des bei 100-facher Vergrösserung gearbeiteten Modelles von der cranialen Seite. Die oberste Kuppe des Pankreas, einem Theil der linken ventralen Pankreasanlage entsprechend, ist abgetragen; die Ausführungsgänge des linken ventralen Pankreas und die des rechten ventralen Pankreas, das aus der Tiefe rechts auftaucht, vereinigen sich unter spitzem Winkel und münden nicht weit von dem Duodenum entfernt in den Ductus choledochus. Dieser hat sich, wie man im Modell sehen kann, aus den Ductus hepatici und dem Ductus cysticus gebildet und tritt dann durch die von den Ausführungsgängen der ventralen Pankreasanlage gebildete Gabel an die linke Seite des gemeinsamen ventralen Pankreasganges. Während am Modell alles klar und übersichtlich ist, sind die Schnittbilder ohne das Modell nicht immer leicht zu deuten. Es seien hier einige derselben wiedergegeben (Textfig. 22—26).

Textfig. 22 giebt zur Orientirung einen ganzen Querschnitt, die Textfigg. 23—26 nur die uns besonders interessirenden ventralen Theile der Schnitte. In Textfig. 22 erkennen wir dorsal die Lungen in den Pleurahöhlen; zwischen ihnen etwas weiter ventral den Oesophagus. Ventral und nach rechts vom Oesophagus ist der periösophageale Raum (Recessus superior sacci omentalis) getroffen. Die Leber ist mächtig entwickelt und steht in breiter Verbindung mit dem Zwerchfell. Am ventralen Rande der Leber erkennen wir rechts die Gallenblase. Der Magen ist gross, gegen den Pylorus hin erscheint die Schleimhaut gefaltet. Im aufsteigenden Schenkel des Duodenum erkennen wir bereis Zotten. Das linke ventrale Pankreas und sein Ausführungsgang ist getroffen, ebenso der Ausführungsgang des rechten ventralen

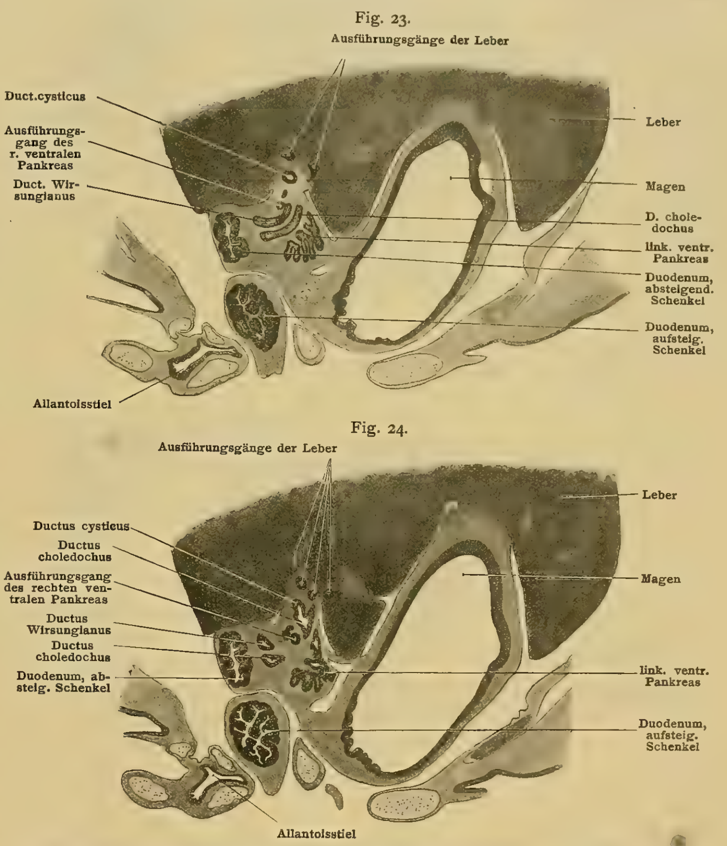


Fig. 23 und 24. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 45a. Vergr. 40 : 1.

Pankreas, und man sieht die Ausführungsgänge der beiden ventralen Pankreasanlagen nach ventral hin sich zum Ductus Wirsungianus vereinigen.

Drei Schnitte weiter caudal in Textfig. 23 sieht man am weitesten dorsal, noch im Lebergebiet zwei grössere Ausführungsgänge der Leber, dann kommt nach ventral das unterste Ende der Gallenblase, das man vielleicht schon Ductus cysticus nennen kann; eine deutliche Grenze zwischen Gallenblase und Ductus cysticus ist nicht zu machen. Noch weiter ventral finden wir Pankreasgewebe aus der linken ventralen Pankreasanlage herstammend. Das Pankreasgewebe ist vom Ductus Wirsungianus durch den Ductus choledochus getrennt; von den beiden annähernd parallel zu einander verlaufenden Gängen ist also der linke der Ductus choledochus, der rechte der Ductus Wirsungianus, d. h. der gemeinsame Ausführungsgang der beiden ventralen Pankreasanlagen. Rechts neben dem Ductus Wirsungianus finden wir am dorsalen Ende den von caudal aufsteigenden Ausführungsgang des rechten ventralen Pankreas. Den 3. Schnitt weiter caudal giebt Textfig. 24. Wieder sehen wir im Lebergebiet einige grössere Leberausführungsgänge, ventral von ihnen fliesst der Ductus hepaticus mit dem Ductus cysticus zum Ductus choledochus zusammen.

Fig. 25.

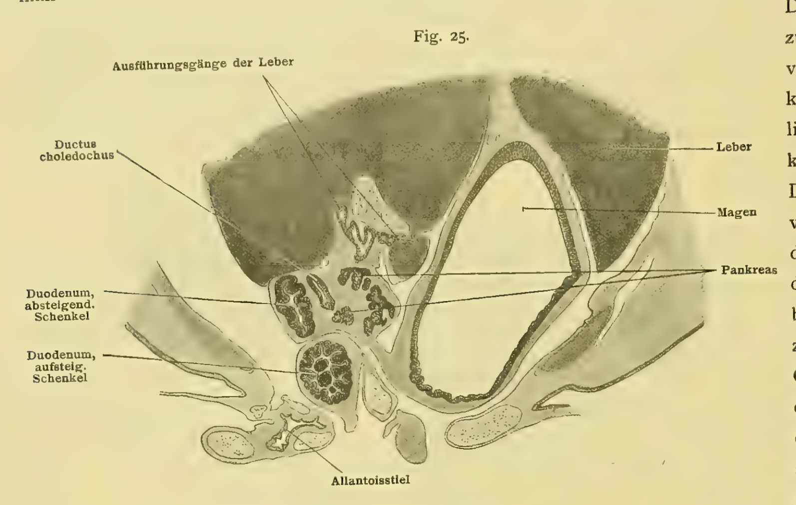


Fig. 26.

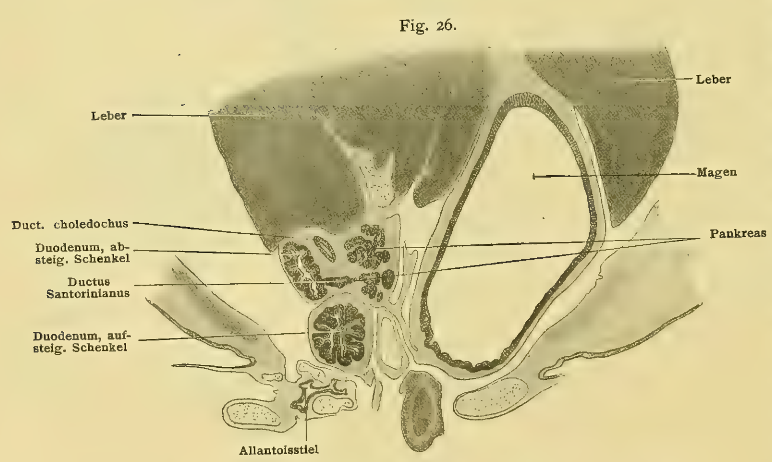


Fig. 25 und 26. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 45a. Vergr. 40 : 1.

Weiter ventral, links, also gegen den Magen hin, ist das Pankreas getroffen, weiter rechts der von caudal aufsteigende Ausführungsgang der rechten ventralen Pankreasanlage, daneben rechts bereits etwas aus dieser Anlage stammendes Pankreasgewebe. Weiter nach rechts und ventral, gegen den absteigenden Schenkel des Duodenum hin, liegen, schräggetroffen, neben einander mehr ventral und links der Ductus choledochus, mehr dorsal und

rechts der Ductus Wirsungianus. Weitere 3 Schnitte caudal (Textfig. 25) sehen wir gegen die Leber hin sich mehrere grössere Lebergänge zum Hauptausführungsgang vereinigen, weiter ventral Pankreasgewebe und zwischen diesem und dem Duodenum den annähernd quergetroffenen, grossen Ductus choledochus, welcher inzwischen den Ductus Wirsungianus aufgenommen hat. Wiederum 3 Schnitte weiter caudal mündet dann, wie das in Textfig. 26 dargestellt ist, der Ausführungsgang der dorsalen Pankreasanlage, der Ductus Santorini, in das Duodenum. In der nach dorsal offenen Bucht, welche durch das Pankreas, den Ductus Santorini und das Duodenum gebildet wird, befindet sich, ziemlich quergetroffen, der Ductus choledochus. Auf die Epithelfalten im Pylorustheil des Magens sei nur nebenbei aufmerksam gemacht.

Ueber eine ganze Reihe älterer Stadien, welche ich untersucht habe, will ich nicht im Einzelnen berichten, da bei dem eben beschriebenen *Echidna*-Embryo 45a im Wesentlichen bereits die Verhältnisse erreicht sind, wie sie beim erwachsenen Thier vorliegen.

Der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas bleibt dem ventralen gegenüber mehr und mehr zurück, war aber in den 3 erwachsenen Exemplaren von *Echidna*, welche ich daraufhin untersucht habe, nachzuweisen. Da mein Befund bei der erwachsenen *Echidna* von dem, was uns in der Literatur berichtet wird, abweicht, mag er hier durch 3 Abbildungen (Tafelfig. 7, 8 u. 9) festgelegt werden.

Tafelfig. 7 zeigt uns den Pylorustheil des Magens und das Duodenum von der ventralen Seite. Die Leber und die Gallenblase ist nach cranial hinübergelegt. Zwischen Leber und Duodenum liegt das Pankreas. Wir erkennen zwei Ausführungsgänge — dieselben sind durch Präparation freigelegt —, die sich etwa in der Mitte der Abbildung vereinigen, dicht über dem Ductus choledochus, in den dann der durch die Vereinigung des rechten und linken Ganges entstandene grössere Gang nach kurzem Verlauf einmündet.

Ich würde, selbst wenn ich nicht, wie das geschehen ist, die Uebergangsstufen von Embryo 45a untersucht hätte, kaum im Zweifel darüber sein, dass wir in den eben beschriebenen Gängen den Ausführungsgang der linken und rechten ventralen Pankreasanlage vor uns haben, so genau entsprechen die Verhältnisse dem Befunde bei *Echidna* 45a. Die beiden eben beschriebenen Ausführungsgänge des Pankreas vereinigen sich genau in der gleichen Weise, wie bei *Echidna* 45a, mit einander und münden dann in den ganz entsprechend verlaufenden Ductus choledochus ein. Der Ausführungsgang der dorsalen Anlage ist beim erwachsenen Thier schwerer zu finden. Es ist nicht etwa der Strang, welcher in der Tafelfig. 7 sich vom Pankreas zu der Gegend des Duodenum hinzieht, welche durch die Anwesenheit der Brunner'schen Drüsen[1]) ausgezeichnet und, wie die Figur zeigt, schon äusserlich kenntlich ist, — das ist ein Blutgefäss. Wir finden den dorsalen Ausführungsgang, wenn wir von der Rückseite her präpariren, nur wenig pyloruswärts vom Ductus choledochus. In der Tafelfig. 8 ist er dargestellt und auch der Ductus choledochus von hinten her freigelegt, so dass man sich durch ihn über die Lage orientiren kann. Die Einmündungsstellen vom Lumen des Darmes aus gesehen, giebt Tafelfig. 9; bei *x* mündet der Ductus choledochus, bei *y* der Ductus Santorinianus. — Nach den Angaben von Owen (1847 und 1868), Oppel (1900) und Leche (1899) soll der einzige Ausführungsgang des Pankreas getrennt vom Ductus choledochus ins Duodenum einmünden. Es heisst in Owen's[2]) Anatomy of Vertebrates, Vol. 3, p. 492: „The principal difference occurs in the place of termination of the pancreatic duct, which, in the *Ornithorhynchus* joins the ductus choledochus, but in the *Echidna* terminates separately in the duodenum and nearer the pylorus than does the ductus choledochus." Man würde diesen Ausführungsgang der Schilderung nach als einen Ductus Santorinianus auffassen und vom Ausführungsgang der dorsalen Pankreasanlage ableiten müssen.

1) Ich finde diese Drüsen zum ersten Male bei *Echidna* No. 3, welche zwischen dem von Semon, 1894, Taf. X, Fig. 46 und 47 abgebildeten Beuteljungen steht.

2) R. Owen, On the anatomy of Vertebrates, Vol. III, Mammals. 1868.

Bei OPPEL[1]), der nur referirt, lesen wir p. 791: „Der Ductus pancreaticus mündet . . . getrennt von diesem" (d. h. dem Ductus choledochus) „bei *Echidna* (näher dem Pylorus)."

LECHE[2]) endlich sagt ganz kurz (p. 1108): „Bei *Ornithorhynchus* mündet Ductus pancreaticus in Duct. choledochus, bei *Echidna* münden diese Gänge getrennt."

Wie sich diese Widersprüche zwischen den älteren Autoren und meinen Befunden erklären, ob durch weitgehende Variation oder in anderer Weise, muss ich dahingestellt sein lassen, jedenfalls entsprechen die Befunde, welche ich beim erwachsenen Thier erheben konnte, genau den Resultaten meiner entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung.

Die Entwickelung der Milz.

Schon einleitend hob ich hervor, dass es nur topographische und historische Gründe sind, welche dazu Veranlassung geben können, die Entwickelung der Milz der des Pankreas anzuschliessen. Ich finde die Milz zuerst bei dem Embryo 43.

Echidna-Embryo 43.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 43.)

Die Milz entsteht bei diesem Embryo als Zellverdichtung und Differenzirung im Mesenchym des dorsalen Mesogastriums. Dabei treten im Gebiet der Milzanlage, wie übrigens auch an anderen Stellen, Zellen aus dem Cölomepithel in das Mesenchym über, es ist das von untergeordneter Wichtigkeit, da ja das ganze Mesenchym dieser Gegend zweifellos vom Cölomepithel stammt. Indem das dorsale Mesogastrium schon in diesem frühen Stadium sich zur Bildung des Omentum anschickt, dehnt es sich und mit ihm die Milzanlage auch noch caudal von dem schon an und für sich weit caudal reichenden Magen aus und kommt neben die linke Seite des Enddarmmesenterium zu liegen. Zu diesem Mesenterium des Enddarmes haben aber weder das Omentum noch die Milz genetische Beziehungen.

Ich gebe hier zum Belege meiner Auffassung einige Abbildungen von Schnitten durch den Embryo 43.

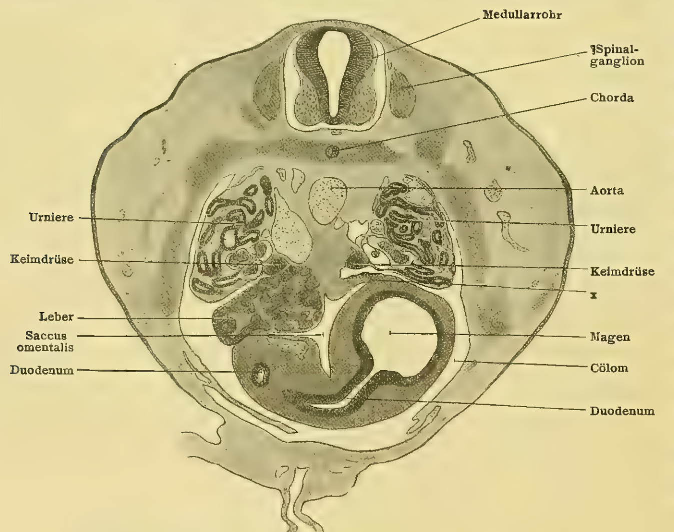


Fig. 27. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 40 : 1.

Textfig. 27 zeigt uns einen Schnitt, der durch das Foramen Winslowi geht. Dorsal erkennen wir die Urnierenfalten und die Keimdrüsenanlagen. Der Uebergang des Magens in das Duodenum ist getroffen,

1) OPPEL. Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere, Bd. III, 1900.
2) LECHE in: BRONN's Klassen und Ordnungen, Bd. VI, Abth. 5.

rechts vom Duodenum nimmt man den Ductus choledochus wahr. Im Pylorusgebiet ist das Epithel des Magens verdickt. Im Mesogastrium dorsale sind an einer Stelle (x) die Mesenchymzellen etwas dichter und das Cölomepithel darüber höher und unregelmässig; wir sind am cranialsten Ende der Milzanlage. 9 Schnitte weiter caudal (Textfig. 28) tritt die Milzanlage deutlicher hervor, und ich gebe von ihr auch eine Abbildung bei stärkerer Vergrösserung. Die Textfig. 28a zeigt die Milzanlage bei 250-facher Vergrösserung.

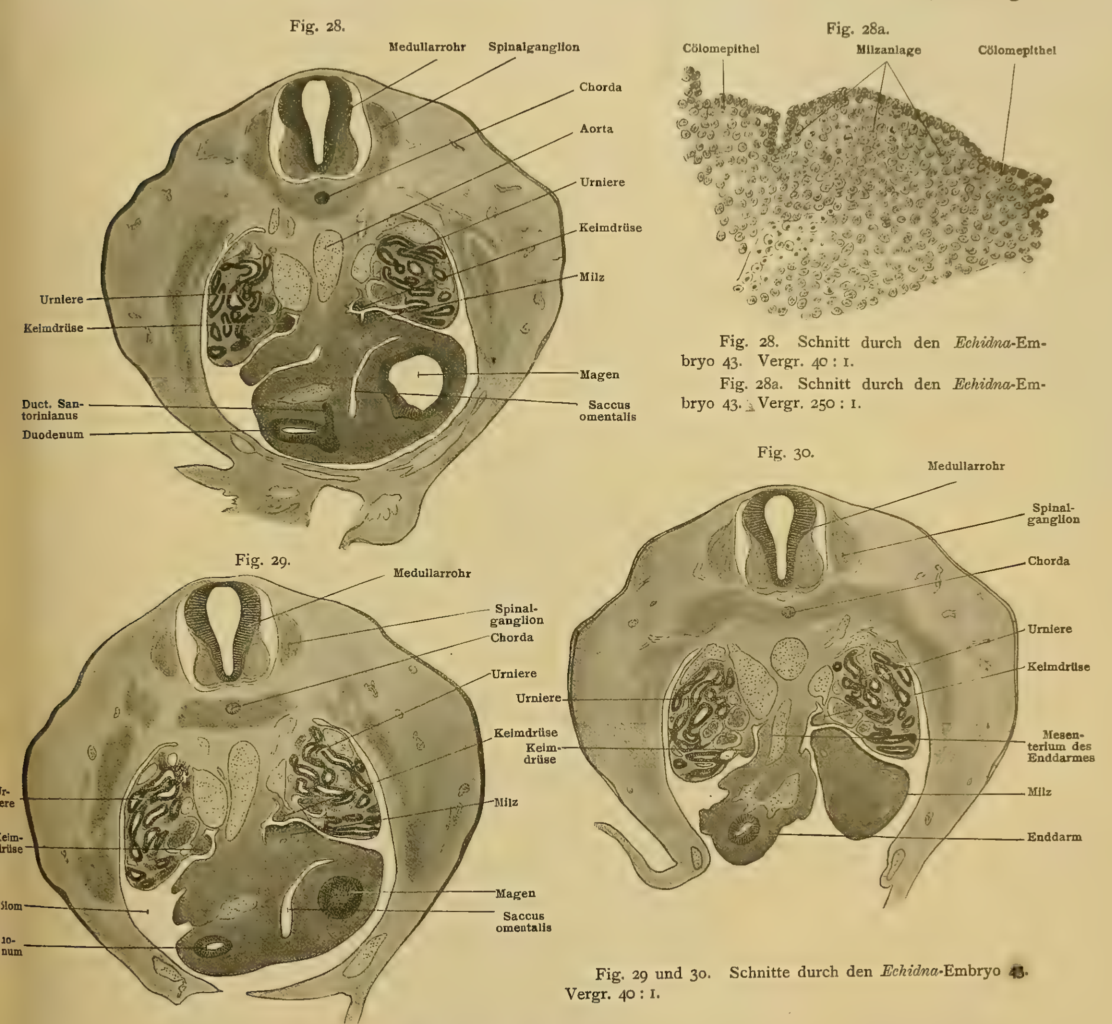


Fig. 28. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 40 : 1.

Fig. 28a. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 250 : 1.

Fig. 29 und 30. Schnitte durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 40 : 1.

Neben der etwas dichteren Stellung der Kerne fällt sie durch einen dunkleren Ton auf. Zellengrenzen sind nicht nachzuweisen. Bemerkenswerth sind zahlreiche Kerntheilungsfiguren. Vom Cölomepithel sieht man einzelne Zellen gegen die Unterlage vortreten, wahrscheinlich sind es Zellen, welche im Begriff stehen, ins Mesenchym überzugehen. Für die Textfig. 28 sei nebenbei noch bemerkt, dass man auf ihr den Aus-

führungsgang der dorsalen Pankreasanlage, den Ductus Santorinianus, mit einer Einmündung in das Duodenum erkennen kann. 5 Schnitte weiter caudal (Textfig. 29) ist der Magen nur noch tangirt, das Lumen der Netzbeutelanlage ist ziemlich eng, die Milzanlage im stark verdickten dorsalen Mesogastrium ist sehr deutlich.

In dem 8. Schnitte weiter caudal (Textfig. 30) ist das Lumen der Netzbeutelanlage eben (im Schnitte vorher) geschwunden, die untere verdickte Partie der Netzbeutelanlage mit der Milzanlage ist getroffen. Diese Bildungen sind durchaus selbständig von dem dorsalen Mesenterium des Darmes und bleiben es auch auf den weiteren 11 Schnitten, auf denen man sie noch nachweisen kann.

Echidna-Embryo 43a.

(Etwas älter als der von Semon, 1894, Taf. X, Fig. 43 abgebildete Embryo.)

Die Untersuchung des Embryo 43a bestätigt die beim Embryo 43 gewonnenen Resultate. Es ist ganz interessant, die Bilder von Milzanlage und Omentum zu betrachten, wie sie sich bei der ganz anderen Schnittrichtung darstellen.

In Textfig. 31 gebe ich einen solchen Schnitt. Während dieser dorsal durch das Gebiet der Lungen führt, geht er ventral durch den Genitalhöcker, der auf diesem Schnitt beschädigt und nicht mit wiedergegeben ist.

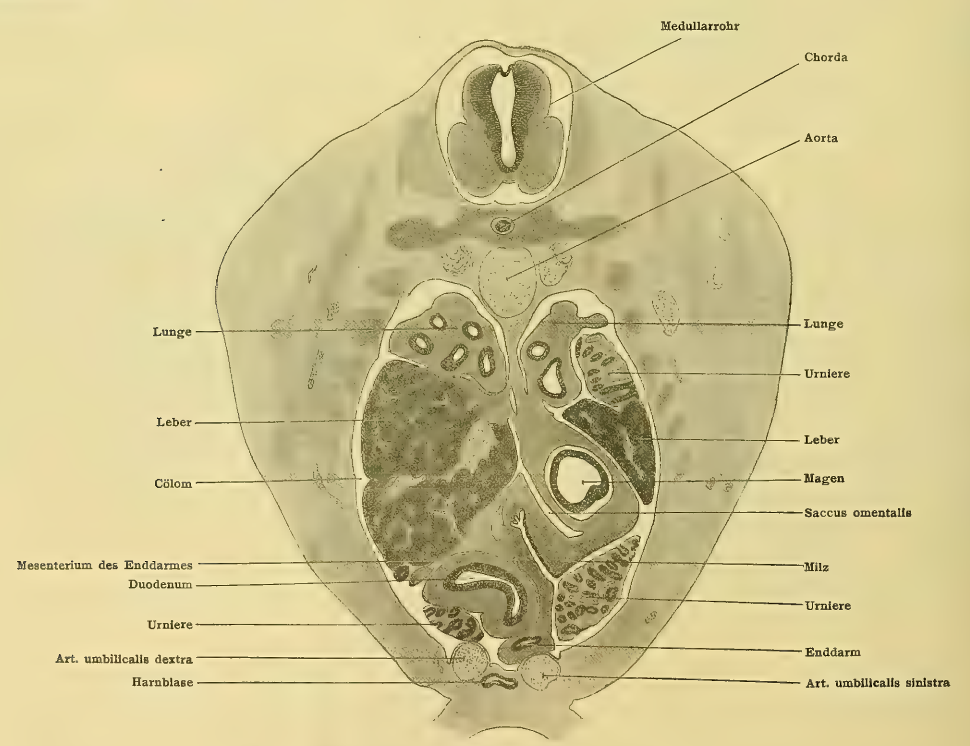


Fig. 31. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43a. Vergr. 40 : 1.

Man erkennt die Leber rechts in grösserer, links in geringerer Ausdehnung getroffen. Die Urniere ist links zweimal in den Schnitt gefallen, rechts hat der Schnitt sie nur wenig gefasst. Der Darmkanal ist dreimal getroffen; wir erkennen den Magen, den Uebergang von dem absteigenden in den aufsteigenden Schenkel des Duodenum und den Enddarm. Rechts vom Magen, zwischen ihr und der Leber, liegt das Lumen des Saccus omentalis, das sich ventral gegen die eine ziemlich scharfe Kante bildende Anlage des Netzes fortsetzt. In dieser scharfen Kante und rechts und links von ihr finden wir die Anlage der Milz. Sie ist hier wie auch sonst durchaus selbständig vom Mesenterium des Enddarmes.

Echidna-Embryo 45a.

(Etwa wie der von SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 45 abgebildete Embryo.)

Bei dem Embryo 45a ist der Magen schon recht gross, und das Omentum und mit ihm die Milzanlage reicht neben der linken Seite des Mesorectum weit caudalwärts, doch ist das caudale Ende der Milz noch nicht mit dem Mesorectum verwachsen.

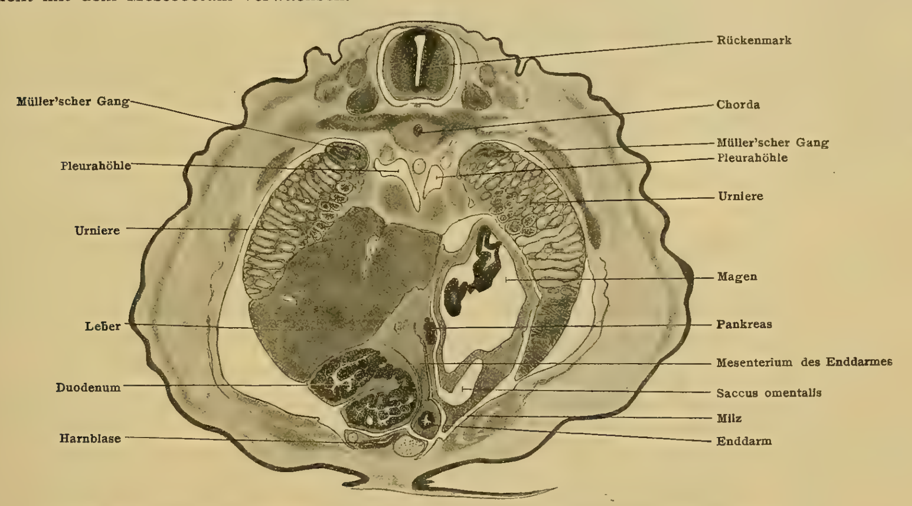


Fig. 32. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 45a, welcher die Milzanlage trifft. Vergr. 30 : 1.

Ich gebe in den Textfigg. 32—34 drei Schnitte, welche durch die Milzanlage dieses Embryo gehen, dieselben liegen immer 100 μ auseinander, der letzte (Fig. 34) kurz (3 Schnitte von 0,01 mm) vor dem caudalen Ende der Milz.

In der Textfig. 32 sind dorsal noch die caudalen Theile der Pleurahöhle getroffen. Rechts und links sehen wir die Urnieren, ventral und medial von der rechten Urniere ein Stück der Leber, in entsprechender Lage von der linken den Magen. Das Epithel des Magens ist geschrumpft und hat sich von der Magenwand losgelöst. Rechts und ventral vom Magen das Lumen des Saccus omentalis, das sich ventral in die Anlage des Netzes hineinstreckt. An der Kante und den angrenzenden Theilen der Netzanlage ist die Anlage der Milz zu finden, sie ist frei von dem Mesenterium des Enddarmes und von diesem selbst. Gegen die Radix mesenterii ist das Pankreas getroffen. Rechts vom Enddarm und seinem Mesenterium das Duodenum, an der Umbiegungsstelle des absteigenden in den aufsteigenden Schenkel. Im Lumen des Duo-

denum sind Zottenanlagen kenntlich, ventral von ihm, an der ventralen Wand der Bauchhöhle liegt die Harnblase, resp. der Urachus und die beiden Art. umbilicales. Die Textfig. 33 brauche ich nach dem eben Gesagten im Einzelnen nicht weiter zu beschreiben.

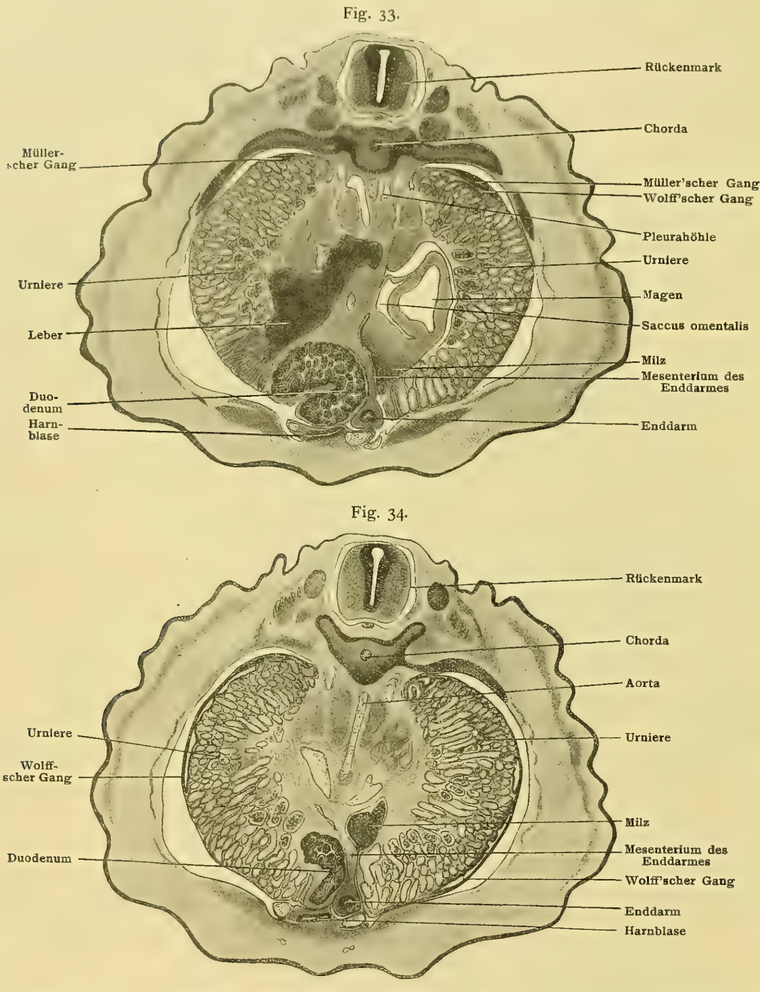


Fig. 33 und 34. Schnitte durch den *Echidna*-Embryo 45a, welche die Milzanlage treffen. Die Schnitte liegen immer 100 μ auseinander, der caudalste, Fig. 34, kurz (0,03 mm) vor dem caudalen Ende der Milz. Vergr. 30 : 1.

Die sehr deutliche und hier in grösserer Ausdehnung getroffene Milzanlage ist durchaus scharf gegen das Mesenterium des Enddarmes abzugrenzen, und so bleibt es, wie Tafelfig. 34 zeigt, bis zum caudalen Ende der Milzanlage hin.

Bei den älteren Embryonen und Beuteljungen ist das caudale Ende der Milz immer mit dem Mesenterium des Enddarmes verschmolzen, und so erklärt sich seine Lage beim erwachsenen Thier. Auf die Entwickelung dieses Zustandes bei den einzelnen Embryonen näher einzugehen, erscheint unnöthig.

Die Milz von *Echidna* entsteht also durchaus wie bei anderen Säugern und den Sauropsiden, und zwar in der Weise, wie das neuerdings Tonkoff [1]) in einer auf meine Veranlassung unternommene Untersuchung dargestellt hat.

Auch Kollmann [2]) ist zu den gleichen Resultaten gekommen, und ebenso vertritt Hochstetter [3]) in Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre auf Grund eigener Beobachtungen einen entsprechenden Standpunkt.

1) W. Tonkoff, Die Entwickelung der Milz bei Amnioten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI, 1900.

2) J. Kollmann, Die Entwickelung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und im Processus vermiformis. Die Entwickelung der Tonsillen und die Entwickelung der Milz. Arch. f. Anat. u. Phys., 1900.

3) Hochstetter, Entwickelung der Milz, in Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre, Lief. 14/15, Bd. III, Abth. 2, p. 155/156.

Wenn also die Untersuchung der Milzentwickelung von *Echidna* nach dieser Seite hin nur die Bestätigung für die Art der Milzentwickelung brachte, wie sie durch Untersuchungen an Sauropsiden und anderen Säugern bereits als gesichert betrachtet werden konnte, so lässt sich doch nach einer anderen Richtung hin durch das vorliegende Material von *Echidna*-Embryonen eine wichtige Frage zur Entscheidung bringen. KLAATSCH (1892)[1]) hat daraus, dass der Lobus posterior der Milz bei der erwachsenen *Echidna* parallel dem Rectum verläuft und dasselbe bis nahe an den Eintritt ins Becken begleitet, also sehr weit caudalwärts (KLAATSCH braucht den Ausdruck distalwärts) reicht, sehr weitgehende Schlüsse gezogen, Schlüsse, welche dann auch in die Lehrbücher, vor allem in GEGENBAUR's[2]) vergleichende Anatomie der Wirbelthiere Aufnahme fanden. KLAATSCH hält die Beziehungen der Milz zum Enddarm, wie er sie bei der erwachsenen *Echidna* vorfindet, für primitive. Er reconstruirt aus ihnen den Zustand bei den Promammalien. „Die Milz besass“ bei den Promammalien „Lagebeziehungen zu allen drei Darmabschnitten. Sie reichte mit einem Lappen abwärts bis zum Enddarm, ja bis an dessen distalen Teil und war hier mit einer Nebenplatte dem dorsalen Gekröse angeheftet.“ Diese Construction von KLAATSCH ist ebenso wie die Deutung, welche er seinem Ligamentum rectolienale als einem Ueberbleibsel dieses alten Zustandes giebt, unhaltbar und, wie diese Deutung, so natürlich auch alle weiteren Folgerungen, welche er aus ihr zieht.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt, wie wir eben gesehen haben, dass die Milz bei *Echidna* dem Mesogastrium dorsale angehört, nicht allen drei Abschnitten des Darmes. Erst secundär verschmilzt der caudale Theil der Milzanlage mit dem Mesenterium des Enddarmes. Es ist also der Zustand der Milz, wie man ihn bei der erwachsenen *Echidna* vorfindet, nicht primitiv, er erlaubt es nicht, aus ihm den Zustand der Promammalien zu reconstruiren und die Brücke zu Zuständen zu schlagen, wie wir sie bei den niederen Amphibien (*Siren lacertina*) vorfinden.

Ueber die Klarstellung dieser Frage hinaus aber ist die Milzentwickelung von *Echidna* noch deswegen von Bedeutung, weil sie uns auf das eindringlichste einen der Fälle vor Augen stellt, in denen die Entwickelungsgeschichte der vergleichenden Anatomie gegenüber die entscheidende Instanz ist. Ich will zugeben, dass man auch von der Untersuchung des erwachsenen Thieres aus den Standpunkt von KLAATSCH hätte anfechten können, weil meiner Meinung nach wenigstens auch beim erwachsenen Thier die Milz nicht eigentliche Beziehungen zum Mitteldarm hat und, wenn dies so ist, danach doch wohl vermuthet werden durfte, dass die Beziehungen der Milz zum Enddarm secundär sind. Sicherlich aber wäre ich, wenn ich allein von diesem Boden aus KLAATSCH's Ausführungen hätte angreifen wollen, weil die Verhältnisse beim erwachsenen Thier recht schwierig zu beurtheilen sind, Vielen als ein missgünstiger Krittler erschienen. Man hätte mir vielleicht zugeben müssen, dass KLAATSCH's Beweisführung nicht immer zwingend ist, dass sich manches gegen seine Schlüsse einwenden lässt, aber es hätte schliesslich ja doch immer noch so sein können, wie KLAATSCH es meint. Die Entwickelungsgeschichte widerlegt die von KLAATSCH vorgetragenen Anschauungen auf das unzweideutigste, nicht einmal die sonst so beliebte Appellation an die Instanz der Cenogenese ist in unserem Falle möglich.

Zusammenfassung.

1) Die erste Entwickelung der Leber ist bei den von mir untersuchten *Echidna*-Embryonen, da sie bereits zu alt sind, nicht festzustellen.

---

1) H. KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere. II. Säugethiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVIII, Heft 4, 1892.

2) C. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. II, 1901.

2) Die Anlage der Gallenblase erscheint in dem jüngsten mir vorliegenden Stadium (*Echidna*-Embryo 40) als ventrale, doppellappige, fast paarige Anlage am kurzen Ductus choledochus, unmittelbar vor dem cranialen Ende des Darmnabels. Wahrscheinlich ist die Anlage schon nachweisbar zu einer Zeit, zu der der Darmnabel noch nicht so weit geschlossen ist, und dürfte dann ganz ausgesprochen paarig sein. Es erinnert das an Vorgänge, wie sie von Abraham und von Hildebrandt bei Vögeln beschrieben sind.

3) Das Pankreas entsteht aus drei Anlagen, zwei ventralen und einer dorsalen. Alle drei produciren Drüsensubstanz und tragen so zum Aufbau des definitiven Organes bei. Die Ausführungsgänge der beiden ventralen Anlagen vereinigen sich zum Hauptausführungsgang der Drüse, dem Ductus Wirsungianus; dieser ergiesst sich in den Ductus choledochus, eine Strecke weit vor dessen Einmündung in das Duodenum.

Der Ausführungsgang der dorsalen Anlage bleibt in der Entwickelung zurück, doch konnte ich ihn bei 3 von mir untersuchten erwachsenen Exemplaren nachweisen; auch bei allen Beuteljungen, welche ich untersuchte, war er vorhanden.

4) Die Milz entsteht bei *Echidna*, wie bei allen anderen Säugern und bei den Sauropsiden aus dem Mesenchym des dorsalen Magengekröses. Die Betheiligung des Entoderms beim Aufbau der Milz lässt sich in keiner Form nachweisen, vor allem ist mit aller Sicherheit auszuschliessen, dass die Milz mit den Pankreasanlagen im genetischen Zusammenhange steht.

Erst secundär verschmilzt der caudale Theil der im Mesogastrium posterius entstehenden Milz mit dem Mesenterium des Enddarmes. Der Zusammenhang der Milz mit dem Mesenterium des Enddarmes kann daher nicht zum Ausgangspunkt weittragender phylogenetischer Speculationen gemacht werden.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2635

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.

2. TEIL.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN

IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. TEIL.

MIT 36 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 162 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2635

Des ganzen Werkes Lieferung 25.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER II. 2. TEIL.

II. LIEFERUNG.

Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. III. Teil. Zur Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems von Echidna hystrix.

MIT 12 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 12 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1905.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Das
Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier.

Von

Prof. Dr. Th. Ziehen

in Berlin.

III. Theil. *Zur Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems von Echidna hystrix.*

Mit Tafel XXXVII—XLVIII und 12 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems der Aplacentalier ist bis jetzt noch äusserst selten untersucht worden. Für die Monotremen liegt nur eine Abhandlung von ELLIOT SMITH[1]) vor, welcher ein einziges Exemplar eines Foetus von *Ornithorhynchus* beschrieben hat. Für die Marsupialier kommen einzelne Angaben in den entwickelungsgeschichtlichen Studien SELENKA's[2]) (Opossum, Beutelfuchs und Känguruhratte)[3]) und BROOM's[4]) (*Trichosurus vulpecula*) in Betracht; ausserdem verdanken wir HERRICK[5]) kurze Bemerkungen über die Gehirnentwickelung des Opossums und OSBORN[6]) einige Angaben über die Commissurenregion von *Macropus*. Einige Notizen finde ich auch bei BEARD[7]) betreffend *Trichosurus vulpecula* und *Macropus thetidis*. Ich werde auf den Inhalt aller dieser Arbeiten geeigneten Ortes gelegentlich zurückkommen.

Mein eigenes Material beschränkt sich auf die von Herrn Prof. SEMON mitgebrachten, mir freundlichst zur Verfügung gestellten *Echidna*-Embryonen. Es handelt sich im Ganzen um 14 Serien. Die folgende Tabelle giebt eine Uebersicht über diese Serien. Die Zahlen der ersten Kolumne beziehen sich auf die Figurenzahlen der einleitenden Arbeit SEMON's in diesem Werk (Bd. II, Lief. 1, Taf. X und XI). Die fortlaufenden Nummern entsprechen der fortlaufenden Entwickelung. Der mit 43a bezeichnete Embryo ist etwas älter als der Embryo 43. Der mit 45a bezeichnete Embryo ist etwa ebenso alt wie der Embryo 45. Das Beuteljunge 51a entspricht dem Beuteljungen 51. In der zweiten Kolumne ist die Zahl der Objektträger angegeben. Von Serie 48 an ist der Rumpf nicht mitgeschnitten. In der letzten Serie finden sich überdies Lücken, auch ist zum Theil das Gehirn nicht gut erhalten gewesen. Die dritte Kolumne giebt die Schnittdicke an. In der vierten Kolumne ist die Scheitel-Steiss-Länge des Embryos verzeichnet, soweit sie

1) G. ELLIOT SMITH, The brain of a foetal *Ornithorhynchus*. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. XXXIX, 1896, p. 181—206.

2) E. SELENKA, Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere, Wiesbaden, O. W. Kreidel, Heft 4, Das Opossum, 1887, p. 101—172, und Heft 5, No. 1, Beutelfuchs und Känguruhratte (*Phalangista* et *Hypsiprymnus*), 1892, p. 173—185; Biol. Centralbl., 1885.

3) CALDWELL's Arbeiten enthalten über das Centralnervensystem nichts (Proc. R. Soc., 1887, u. Philosoph. Transact. R. Soc., 1887).

4) BROOM, A contribution to the development of the common phalanger. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 1898, Vol. XXIII, Pt. 4, May 1899, Nv. 92, p. 705—729. Derselbe, Zool. Anz., 1899.

5) L. L. HERRICK, The callosum and hippocampal region in Marsupial and lower brains. Journ. of. comp. Neurol., Vol. III (1893, Dec.), p. 176—182.

6) H. F. OSBORN, The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrate. Morph. Jahrb., 1887, Bd. XII, speciell p. 536 ff.

7) The birth-period of *Trichosurus vulpecula*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. XI, 1897, p. 77—96. Es handelt sich um einen Embryo von 12,5 mm Nackenlänge. Bemerkt wird nur „There is yet no budding in the hypophysis" und „In the spinal cord the formation of the posterior fissure is not yet inaugurated". Bezüglich eines anderen, etwa ebenso langen, aber etwas weiter entwickelten Embryos heisst es: „The hypophysis cerebri exhibits marked budding" und „In the spinal cord the formation of the posterior fissure or septum has only proceeded a slight distance, about as far as in a *Scyllium canicula* embryo of 34 mm or as in a rabbit-, or mole-embryo, just over the critical phase. Ein Beuteljunges von *Macropus thetidis* von ca. 18 mm Nackenlänge zeigt eine Hypophysis mit „much budding"; „in the cervical region the formation of the posterior fissure or septum of the spinal cord has appreciably advanced, perhaps for $^1/_8$th of its length, in the posterior end of the thoracic region for rather more, about $^1/_6$th."

mir bekannt geworden ist. Rückschlüsse auf das Alter sind aus diesen Längenangaben nur mit vielen Einschränkungen zulässig, da sie zum Theil durch arteficielle Krümmungen beeinflusst sind (beispielsweise No. 41). Die Embryonen 40—45 befanden sich in der Schale von Beuteleiern. Der Embryo 46 ist eben geboren. Die Stadien 47—51a stellen Beuteljunge dar. Ein erheblich älteres *Echidna*-Junges, dessen Gehirnschnitte ich nach PAL gefärbt habe, werde ich nur gelegentlich berücksichtigen; die ausführliche Besprechung dieses Gehirns erfolgt in einem späteren Beitrag. Bezüglich der Conservirung und Färbung verweise ich auf die Angaben in früheren Beiträgen.

No.	Zahl der Objectträger	Schnittdicke	Länge	No.	Zahl der Objectträger	Schnittdicke	Länge
40	3	10 μ	$5^1/_2$ mm	45a	9	10 μ	? (siehe oben im Text)
41	3	10 „	? (siehe oben im Text)	46	36	10 „	15 mm
42	4	10 „	etwas über 5 mm	47	71	15 „	20 „
43	8	10 „	$6^1/_2$ mm	48	6	15 „	22 „
43a	6	10 „	? (siehe oben im Text)	49	11	25 „	26 „
44	13	10 „	$8^1/_2$ mm	50	10	15 „	$34^1/_2$ „
45	18	10 „	11 „	51a	32	20 „	ca. 45 „ (gemessen am Embryo 51)

Ich werde im Folgenden stets den Embryo mit arabischer Ziffer, den Objektträger mit lateinischer Ziffer und den Schnitt wiederum mit arabischer Ziffer angeben. Es bedeutet also 40, III, 2 den 2. Schnitt auf dem 3. Objectträger der Serie des Embryo 40.

Auf eine Unterscheidung von Stadien habe ich völlig verzichtet, da erstens alle Stadieneintheilungen, wenn sie nicht dem zu beschreibenden Organsystem selbst entlehnt sind, eine künstliche und gezwungene Gliederung des Stoffes bedingen, und zweitens gerade für die Aplacentalier auch unsere Kenntnisse zur Zeit noch unausreichend sind.

Bezüglich der Schnittrichtung bemerke ich noch, dass alle Serien transversal zur Hauptlängsaxe geschnitten sind. Graphische Constructionen sind in einzelnen Fällen zu Hülfe gezogen worden. Versuche zu Plattenmodellirungen führten nicht zu befriedigenden Resultaten, weil geeignete Orientirungsebenen fehlten.

Die folgende Darstellung zerfällt in drei Abschnitte:

A. Entwickelung des Rückenmarks von *Echidna*.

B. Entwickelung des Gehirns von *Echidna*.

C. Vergleich der Gehirn- und Rückenmarksentwickelung von *Echidna* mit derjenigen der Marsupialier, Insectivoren und Rodentier einerseits und derjenigen der Sauropsiden, namentlich der Reptilien andererseits.

Dass ich zum Vergleich unter den Placentaliern speciell die Insectivoren und die Rodentier herangezogen habe, bedarf, nachdem die phylogenetischen Beziehungen dieser Ordnungen zu den Aplacentaliern gerade auch bei der Untersuchung des vollentwickelten Centralnervensystems nachgewiesen worden sind[1]), keiner weiteren Begründung. Auf eine Heranziehung der Chiropteren musste ich mangels ausreichender eigener und fremder Untersuchungen verzichten.

Alle Tafelfiguren sind Reproductionen von Mikrophotographien (selbstverständlich ohne Retouche). Unberücksichtigt bleibt in dieser Abhandlung die Ontogenese der Bahnen und Kerne; auf diese werde ich in der 4. Abhandlung, welche dem Faserverlauf des *Echidna*-Gehirns gewidmet ist, eingehend zurückkommen.

1) Historisch trage ich bei dieser Gelegenheit nach, dass bereits TREVIRANUS (Ueber das Gehirn und die Sinneswerkzeuge des virginischen Beutelthieres in: Untersuchungen über die Natur des Menschen, der Thiere und der Pflanzen, Bd. III, p. 45) die Aehnlichkeit mit niederen Nagern, Igel und Maulwurf hervorgehoben hat. CARUS (Lehrb. d. vergl. Zootomie, 2. Aufl., Bd. I, p. 79) hebt die Kürze des Balkens bei Känguruh und Fledermaus hervor.

A. Entwickelung des Rückenmarks.

1. Embryo 40.

Das älteste mir zur Verfügung stehende Stadium zeigt das Medullarrohr bereits überall geschlossen. Ich beginne mit der Beschreibung des caudalsten Abschnittes.

Fig. 1 (Taf. XXXVII) stellt den 13. letzten Schnitt der ganzen Serie dar. Der Querschnitt des Medullarrohres entspricht ungefähr einem gleichseitigen Dreieck, dessen Basis dorsalwärts liegt. Der grösste Transversaldurchmesser des Lumens, welcher dieser Basis entspricht, misst 79 μ, der Längsdurchmesser 69 μ. Da capitalwärts die Breite wesentlich geringer wird, kann man von einer caudalen Ampulle des Medullarrohres reden. Mit dem Ventriculus terminalis hat sie nichts zu thun. Die Wanddicke beträgt im Mittel 13 μ und zeigt geringe Schwankungen. Die Wand besteht aus einer mehrschichtigen Lage dicht zusammengedrängter Kerne. Kerntheilungsfiguren finden sich nur ganz vereinzelt; auch sind sie nicht deutlich ausgeprägt. Der Schlitz ventralwärts vom Medullarrohr ist das Darmrohr.

Verfolgt man die Serie vom abgebildeten Schnitt aus caudalwärts, so beobachtet man bei dem 5. Schnitt (von dem abgebildeten ab gezählt), dass das Lumen des Medullarrohres mit dem Lumen des Darmrohres verschmilzt. Zweifellos handelt es sich um den Canalis neurentericus.

Verfolgt man die Serie capitalwärts, so beginnt nach wenigen Schnitten die Chorda sich zwischen Darmrohr und Medullarrohr scharf zu differenziren. **Fig. 2** (Taf. XXXVII) stellt einen Schnitt dar, auf welchem die Chorda bereits einen ansehnlichen Umfang hat. Das Lumen des Medullarrohres kann als birnförmig bezeichnet werden, doch ist die Concavität der Seitenwände nur sehr gering. Die grösste transversale Breite beträgt 38 μ, der dorsoventrale Mediandurchmesser 72 μ. Aus dem Vergleich dieser Zahlen mit den oben angegebenen erhellt, dass, wie bereits bemerkt, unzweifelhaft im Niveau des letzten Schnittes eine caudale Erweiterung des Medullarrohres vorliegt (s. o.). Die Wanddicke hat erheblich zugenommen (seitlich z. B. bis auf 19 μ). Der histologische Charakter der Wand ist im Wesentlichen derselbe geblieben. Stellenweise kann man in der Wand bis zu 5 Schichten über einander gelagerter, zum Teil mit einander verschränkter Kerne zählen. Zu feineren histologischen Feststellungen sind die Schnitte nicht geeignet.

Auf den folgenden Schnitten geht die Birnform des Lumens rasch verloren. Statt dessen findet man einen oblongen, an den Ecken etwas abgerundeten, dorsalwärts etwas verbreiterten Längsspalt, dessen grösster Querdurchmesser 18 μ beträgt.

Noch etwas weiter capitalwärts findet man das auf **Fig. 3** (Taf. XXXVII) dargestellte Bild. Leider ist die dorsale Wand der Schnitte in dieser Gegend eingerissen, doch lässt sich das Bild ohne Schwierigkeit ergänzen. Das Lumen des Medullarrohres stellt einen schmalen, etwa biscuitförmigen Längsspalt dar. Die Verjüngung liegt an der Grenze des dorsalen und des prädorsalen Viertels. Der Transversaldurchmesser beträgt hier nur 9 μ. Der dorsal von der Verjüngung gelegene Abschnitt verbreitert sich dorsalwärts stetig. Seine dorsale Wand ist leicht ventralwärts concav. Die Breite beträgt hier 31 μ. Der ventrale Abschnitt des Lumens stellt eine sehr langgestreckte Ellipse dar. Die grösste Breite beträgt hier 33 μ. Der dorsoventrale Durchmesser des ganzen Lumens beträgt 242 μ. Auch die Wand zeigt gegenüber den letzten Schnitten wesentliche Veränderungen. Die Bodenplatte ist 12 μ dick. Die Seitenwand hat an Dicke sehr erheblich zugenommen. Im ventralen Abschnitt steigt sie bis auf 76 μ; im dorsalen Abschnitt beträgt die maximale Wandbreite 36 μ. Die Deckplatte hat eine Dicke von 15 μ. In Folge der erwähnten Verjüngung des Lumens und der grösseren Wanddicke des ventralen Abschnittes zeigt der seitliche Contour eine Einbuchtung, welche ich als Vallis lateralis (Seitenthal) bezeichne.

Karyokinesen findet man auch auf diesem Schnitt nur spärlich und undeutlich. Die dichtgedrängten Kerne sind grösstentheils oval (4 : 7 μ) und lassen eine bestimmte Orientirung noch nicht sicher erkennen. Im Allgemeinen sind sie radiär geordnet. Der einzelne Kern enthält 2, 3 und viel mehr Chromatinkörner. Fasern vermag ich noch nirgends zu finden. Bemerkenswerth ist, dass die Kerne jetzt in der unmittelbaren Nähe des Lumens etwas spärlicher sind als in dem caudalsten Abschnitt. Auch die peripherischste Zone ist etwas kernärmer und kann als Randschleier (His) bezeichnet werden. Cilien habe ich nirgends gefunden. Die Membrana limitans interna ist bereits vorhanden. Sie stellt eine etwas unebene feine Linie dar. Die Membrana limitans externa fehlt noch, während die Membrana limitans meningea schon sehr deutlich vorhanden ist.

Auf den folgenden Schnitten kommt für eine kurze Strecke eine zweite Verjüngung des Lumens im ventralen Abschnitt hinzu. Hier zerfällt daher das Lumen sehr deutlich in 3 Abschnitte, einen dorsalen, einen mittleren und einen ventralen.

Ich schliesse hieran sofort die Beschreibung eines Bildes, wie es die beistehende, dem unteren Cervicalmark entsprechende **Fig. 4** (Taf. XXXVII) zeigt. Das Lumen des Medullarrohres bildet jetzt ein ziemlich langgestrecktes Rechteck, welches etwa in halber Höhe eine unbedeutende Erweiterung zeigt und sich ventralwärts etwas verschmälert. Diese ventrale Verschmälerung nimmt cervicalwärts zu. Die Breite beträgt im Bodenabschnitt 18 μ, in halber Höhe 63 μ, im Deckenabschnitt ca. 36 μ. Der dorsoventrale Durchmesser beträgt 330 μ. Viel bedeutsamer ist die Veränderung, welche in der Wand vor sich gegangen ist. Die letztere lässt nämlich jetzt im ventralen Abschnitt sehr deutlich 2 Schichten unterscheiden, eine innere und eine äussere, welche ich, der His'schen Nomenklatur folgend, als Innenplatte und Mantelschicht bezeichne. Die letztere hebt sich schon auf den ersten Blick durch ihre hellere Färbung ab. Eine genauere Prüfung ergiebt, dass die Kerne der Mantelschicht etwas chromatinärmer sind. Namentlich ist die Kernmembran nicht so intensiv gefärbt. Auch finden sich ihr nicht so zahlreiche und nicht so intensiv gefärbte Chromatinkörner angelagert. Dazu kommt, dass die Kerne etwas weniger dicht stehen. Auch zeigen viele statt der radiären eine quere Orientirung. Die Zellkörper vermochte ich nicht sicher zu erkennen. Unzweifelhafte Karyokinesen finden sich nur in der Innenplatte. Die Membrana limitans interna hebt sich ungemein scharf ab. Der Randschleier hat an Ausdehnung noch kaum zugenommen.

Sehr interessant ist das Ausdehnungsverhältniss von Mantelschicht und Innenplatte. Im Bereiche der Bodenplatte und der Deckplatte fehlt die Mantelschicht fast vollständig. Im ventralen Abschnitt der Seitenwand schwillt sie sehr rasch und erheblich an. Sie bildet hier schon jetzt die Vordersäule (Vorderhorn). Ihre grösste Dicke beträgt 110 μ. Gegen die Vallis lateralis hin verschmälert sie sich rasch und verliert sich oberhalb des Grundes der letzteren bald vollständig. Im dorsalen Abschnitt der Seitenwand fehlt sie ganz. Der Randschleier grenzt hier unmittelbar an die Innenplatte. Die letztere zeigt fast entgegengesetzte Dickenverhältnisse. In der Bodenplatte und im Bereiche der Vordersäule beträgt die Dicke nur 23 bezw. 54 μ. Im dorsalen Bereich der Vordersäule nimmt die Dicke bereits etwas zu und steigt dann fortgesetzt bis fast zur Deckplatte hin. Die grösste Dicke im Bereich des dorsalen Abschnittes der Seitenwand beträgt 104 μ. In der Deckplatte beträgt die Dicke nur 11 μ.

Der Vallis lateralis ist das Spinalganglion angelagert. Bezüglich der Entwickelung des letzteren verweise ich auf einen anderen Abschnitt dieses Werkes. Feine Vorder- und Hinterwurzelfasern sind bereits zu erkennen. Ebenso findet man bereits einige Fasern, welche der Formatio arcuata (His) entsprechen.

Im Gesammtverlauf des unteren und mittleren Cervicalmarks ändert sich die eben beschriebene Configuration des Querschnittes nur sehr wenig. Nur spitzt sich weiterhin im Bereiche des mittleren Cervicalmarks das Lumen des Centralkanals ventralwärts ziemlich scharf zu, während es in den caudaleren

Ebenen noch durch eine etwas breitere, ventrale Grundlinie begrenzt wird. Vergl. **Fig. 5** (Taf. XXXVII), welche ungefähr dem mittleren Cervicalmark entspricht. Die Breite ist übrigens ziemlich erheblichen Schwankungen unterworfen, für welche ich bis jetzt eine sichere Gesetzmässigkeit nicht nachzuweisen vermag. Einen segmentalen Charakter glaube ich bestimmt ausschliessen zu können. Im Brustmark findet man ähnliche Verhältnisse wie im unteren Halsmark.

Erst gegen das oberste Halsmark hin und im obersten Halsmark vollzieht sich wiederum eine wesentliche Umgestaltung, welche durch die beistehende **Fig. 6** (Taf. XXXVII) veranschaulicht wird. Es handelt sich um einen Schnitt, welcher dem obersten Halsmark angehört, aber schräg zur Achse geführt ist. Der Querschnitt des Centralkanals zeigt ein flaschenförmiges Lumen. Die Grundfläche der Flasche ist dorsalwärts[1]), der schmale Hals ventralwärts gekehrt. Die Breite beträgt an der leicht concaven dorsalen Grenzfläche ca. 36 μ und nimmt dann langsam bis auf 140 μ zu. Die grösste Ausweitung entspricht auf senkrecht zur Axe gelegenen Schnitten etwa der Mitte der Flasche. Dann erfolgt ventralwärts eine ziemlich rasche Verjüngung. Das ventralste Sechstel des Lumens stellt einen Spalt dar, welcher an der schmalsten Stelle kaum 1 μ breit ist und sich nur an seinem ventralen Ende wieder etwas fussartig verbreitert. Der dorsoventrale Durchmesser des Lumens beträgt auf senkrecht zur Axe geführten Schnitten etwas über 400 μ.

Die Innenplatte zeigt im Ganzen noch die oben beschriebene Gestalt. Ihre Breite beträgt einschliesslich der Säulenschicht

im	Bereich	der	Deckplatte	11 μ
„	„	„	Bodenplatte	38 „
„	„	„	Hintersäule	110 „
„	„	„	Vordersäule	90 „
„	„	„	Vallis lateralis	104 „

Die Mantelschicht selbst hat im Bereich der Vordersäule eine Breite von 90 μ. Die Vallis lateralis ist sehr seicht. Formatio arcuata, Vorder- und Hinterwurzel sind stärker entwickelt als in dem caudalen Abschnitt. Der Randschleier ist noch sehr dünn, scheint aber bereits einzelne Fasern zu enthalten.

2. Embryo 41.

Da die Form dieses Embryos etwas verzerrt war und zudem der Entwickelungsfortschritt gegenüber No. 40 nicht erheblich ist, beschränke ich mich auf Mittheilung der **Fig. 7** (Taf. XXXVIII). Bemerkenswerth ist namentlich die Volumzunahme der Vordersäule und die Auflockerung der in der Vordersäule gelegenen Neuroblastenmassen. Ein enger Canalis neurentericus ist am caudalen Ende noch nachzuweisen.

3. Embryo 42.

Bei Embryo 42 ist der Canalis neurentericus bereits verschwunden. Der beistehende frontale Längsschnitt (**Fig. 8**, Taf. XXXVIII) giebt ein sehr deutliches Bild der segmentalen Gliederung. Bei dem sehr guten Conservirungszustand dieses Embryos scheint es mir ausgeschlossen, dass der wellige, den Urwirbeln entsprechende Contour des Medullarrohres als Kunstproduct aufzufassen wäre. Dagegen muss man allerdings die Frage offen lassen, ob die segmentale Gliederung auf innere, d. h. im Centralnervensystem selbst gelegene Bedingungen, oder ob sie auf einfache mechanische Anpassung an die Umrisse der Urwirbel zurückzuführen ist. Bemerkenswerth ist jedenfalls, dass nicht nur die Mantelschicht, sondern auch die Innenplatte segmentale An- und Abschwellungen zeigt.

1) Sie entspricht also der Deckplatte.

Fig. 9 (Taf. XXXVIII) stellt einen Rückenmarksquerschnitt aus dem Thorakalmark dar. Der Querschnitt des Centralkanals ist keulenförmig. Die breitere Seite der Keule ist dorsalwärts gekehrt. Der dorsoventrale Durchmesser beträgt 276 μ, die grösste Breite 76 μ, die Breite an der ventralen Grundfläche ca. 21 μ. Innenplatte und Mantelschicht sind sehr scharf geschieden. Die Breite der ersteren beträgt

in der Bodenplatte 25 μ
„ „ Deckplatte 16 „
im Bereich der Vordersäule 62 „ in maximo
im dorsalen Abschnitt 77 „ „ „

Das Gebiet der Commissura anterior ventral von der Innenplatte des Bodens misst im dorsoventralen Durchmesser 9 μ.

Die Mantelschicht springt wie in den früheren Stadien weitaus am stärksten im Vorderhorngebiet vor, doch lässt sie sich als schmaler Saum jetzt bereits bis zum Eintrittspunkt der hinteren Wurzeln verfolgen. Der Randschleier hat an Umfang erheblich zugenommen. Auf der Figur erscheint er fast rein weiss. Ausser dem ovalen Hinterstrangsfeld, dessen maximale Breite 25 μ beträgt, bildet er einen schmalen Saum um die ganze Vordersäule. Ohne Randschleier sind daher nur der dorsale Theil der Vallis lateralis und die dorsale Deckplatte geblieben. Da die Vordersäule der Mantelschicht ventromedialwärts etwas ausgebuchtet ist, hebt sich der in der Ausbuchtung gelegene Abschnitt des Randschleiers bereits als Vorderstranganlage ab. Die Zahl der Nervenfasern im Randschleier ist übrigens noch sehr gering. Die Kerne der Innenplatte sind länglicher (längerer Durchmesser im Mittel 9 μ), die Kerne der Mantelschicht kugeliger (längerer Durchmesser im Mittel 5—6 μ). Das Chromatin der Kerne der Innenplatte ist noch sehr zerstreut. In den Kernen der Mantelschicht sieht man bereits hier und da die Chromatinkörner zu einem etwas grösseren Klumpen zusammengeballt.

An der Membrana limitans interna s c h e i n e n Cilien angedeutet zu sein.

Verfolgt man die Serie oralwärts, so zieht sich der Randschleier dorsalwärts noch ein wenig weiter hinauf. Der dorsale Abschnitt des Centralkanals erweitert, der ventrale verschmälert sich noch etwas mehr. **Fig. 10** (Taf. XXXVIII) stellt einen Schnitt aus dem unteren Cervicalmark dar. Die dorsale Erweiterung gegenüber Fig. 9 springt in die Augen. Der dorsoventrale Durchmesser beträgt 283 μ.

Fig. 11 (Taf. XXXVIII) gehört bereits dem obersten Halsmark an. Die Verjüngung des ventralen Abschnittes ist noch viel markanter. Der dorsoventrale Durchmesser beträgt 360 μ, die Breite im dorsalen Abschnitt 90 μ, im ventralen an der engsten Stelle 16 μ. Bemerkenswerth ist eine kleine spindelförmige Nebenerweiterung im ventralen Abschnitt des Lumens. Sehr bemerkenswerth ist der histologische und tinctorielle Unterschied zwischen der ventralen und dorsalen Mantelschicht, welcher hier viel schärfer hervortritt als in den caudalen Abschnitten. Im dorsalen Abschnitt der Mantelschicht sind nicht nur die einzelnen Kerne stärker tingirt, sondern vor allem liegen sie hier auch viel dichter. Auch die Vertiefung der Vallis lateralis verdient Hervorhebung. Sie ist bereits durch eine seichte Randfurche und Cylinderfurche im Sinne von His begrenzt. Da diese beiden Furchen sowohl in der Mantelschicht wie im Randschleier zu erkennen sind, dürfte es sich empfehlen, von einer inneren und äusseren Rand- und Cylinderfurche zu sprechen. Ferner sei auf die Dickenzunahme der Bodenplatte hingewiesen (45 μ). Auch die Zunahme des Areals des ovalen Hinterstrangsfeldes ergiebt sich ohne weiteres aus der Figur.

4. Embryo 43.

Die segmentale Gliederung ist namentlich in den caudalen Abschnitten noch sehr ausgeprägt. Im Lumbalmark fällt die starke dorsale Erweiterung des Centralkanals auf. So finde ich z. B. etwa in der

Mitte des Lumbalmarks die Breite des Centralkanals in dem rundlichen dorsalen Abschnitt zu 138 μ, in dem spaltförmigen ventralen zu 27 μ. Für das mittlere Thorakalmark betragen dieselben Zahlen 235 resp. 48 μ, für das untere Halsmark 220 resp. 42 μ. Im mittleren und oberen Halsmark, welch letzteres auf **Fig. 12** (Taf. XXXVIII) dargestellt ist, nimmt die dorsale Erweiterung ab. So beträgt z. B. ihre Breite im oberen Halsmark nur noch ca. 160 μ, während die ventrale Breite auf 69 μ gestiegen ist. Der dorsoventrale Durchmesser beträgt im unteren Halsmark und im Brustmark gegen 400 μ, im Lendenmark und im oberen Halsmark ein wenig mehr. Jedenfalls hat er also im Vergleich mit dem letzten Stadium noch zugenommen.

Die Kerne der Innenplatte sind noch immer vorwiegend länglich, zum Theil eiförmig. Der längste Durchmesser schwankt zwischen $5^1/_2$ und 12 μ. Dabei ist nicht einmal ausgeschlossen, dass die kleineren Zahlen nur dadurch bedingt sind, dass der bezügliche Kern zufällig einmal nicht im Bereich seines grössten Umfanges getroffen worden ist. Der ventrale Abschnitt der Innenplatte erscheint an manchen Stellen übrigens schon stark gelichtet.

Die Kerne der Mantelschicht zerfallen jetzt schärfer als in den vorausgegangenen Stadien in zwei Kategorien. Die einen sind rundlich oder oval, ihr Durchmesser beträgt bis zu 8 μ, ihr Chromatin ist spärlich, nur am Rand findet man die Chromatinkörner öfters dichter angehäuft. Die anderen sind zum Theil rundlich oder oval, zum Theil etwas eckig, ihr Durchmesser beträgt nur 3—6 μ; dabei sind sie sehr chromatinreich und erscheinen daher dunkel, viele erscheinen fast ganz homogen dunkelroth. Die beiden Kernkategorien sind ohne erkennbare Regel durch einander gestreut. Vereinzelte Kerne der zweiten Kategorie finden sich auch im Randschleier; Kerne der ersten Kategorie sind im Randschleier hingegen sehr selten. Es ist bei dieser Sachlage äusserst schwierig, die Natur der beiden Kernkategorien sicher zu bestimmen. Die grösseren Kerne möchte ich grösstentheils den Neuroblasten zusprechen, die Natur der kleineren muss dahingestellt bleiben. Auch möchte ich zufällige tinctorielle Differenzen nicht bestimmt ausschliessen.

Der Randschleier zeigt gegenüber dem letzten Stadium keine wesentlichen Veränderungen.

5. Embryo 43 a.

Trotz des relativ geringen Altersunterschiedes zeigt das Rückenmark eine bedeutsame Weiterentwickelung. Das Lumen des Centralkanals ist jetzt durchweg mehr biskuitförmig, zeigt also zwei Ausbuchtungen. Die dorsale Ausbuchtung ist eckiger, die ventrale rundlicher. Die Maasse ergeben sich aus folgender Tabelle:

	Breite der ventralen Ausbuchtung	Breite der dorsalen Ausbuchtung	Breite der Einschnürung	Dorsoventraler Durchmesser
Lendenmark	76 μ	97 μ	48 μ	386 μ
mittleres Brustmark	83 „	102 „	62 „	380 „
unteres Halsmark	69 „	102 „	41 „	366 „
oberes Halsmark	59 „	104 „	35 „	338 „

Jedenfalls hat der Flächeninhalt des Lumens nunmehr deutlich abgenommen.

Noch viel wichtiger ist eine zweite Veränderung. Die Deckplatte hat, wie die das obere Halsmark darstellende **Fig. 13** (Taf. XXXIX) zeigt, begonnen, sich einzufalten [1]) und hat sich dabei zugleich erheblich verdünnt. Diese Einfaltung erstreckt sich vom obersten Ende des Rückenmarks bis in das Caudalmark hinein. Auf dem vorausgehenden Stadium war nur eine seichte dorsale, mediane Längsrinne angedeutet (vergl. schon p. 233). Nur in den distalsten Theilen des Schwanzmarks wird die Einfaltung immer seichter und verschwindet schliesslich ganz.

1) Bei den vorausgehenden Zahlenangaben für den dorsoventralen Durchmesser ist als dorsaler Endpunkt der Boden der Einfaltung genommen worden.

Das Gesammtverhältniss von Innenplatte, Mantelschicht und Randschleier ist ungefähr dasselbe geblieben. Dorsalwärts reicht die Mantelschicht noch kaum über das Niveau der dorsalen Ausbuchtung des Centralkanals hinaus. Der dorsalen Ausbuchtung entspricht auch die grösste Dicke der Innenplatte, die beispielsweise im oberen Halsmark 70—80 μ beträgt, während die Dicke der Innenplatte im Bereich der ventralen Ausbuchtung in demselben Niveau höchstens hier und da auf 50 μ steigt. Die Dicke der eingefalteten Deckplatte beträgt in derselben Höhe 12 μ, diejenige der Bodenplatte bis zu 45 μ.

Auch die Vertheilung der Kerne in der Innenplatte ist jetzt noch charakteristischer als in den früheren Stadien. In dem dorsalen Abschnitt bis etwa zur ventralen Grenze der dorsalen Ausbuchtung liegen die Kerne sehr viel dichter gedrängt, während ihre Reihen im ventralen Abschnitt sehr gelichtet sind. Nur in der Bodenplatte sind die Kerne ebenfalls auffällig dicht gestellt. Die Grössenverhältnisse der Kerne der Innenplatte haben sich nicht wesentlich geändert. Die Kerne der Bodenplatte sind grösstentheils etwas kleiner (Durchmesser 4—6 μ). Der Chromatinreichthum der Kerne der Innenplatte scheint mir im Allgemeinen eher noch etwas zugenommen zu haben.

Die Vordersäule der Mantelschicht, welche ventrolateralwärts von der stark vertieften Cylinderfurche sich noch stark vorbuchtet, lässt jetzt fast auf allen Schnitten eine dorsale und eine ventrale Kernansammlung unterscheiden, welche durch einen kernärmeren Streifen getrennt sind. Als dritte Kerngruppe kommen die Kerne hinzu, welche dorsalwärts von der Cylinderfurche in der Vallis lateralis liegen und sich einwärts vom Hinterstrangsfeld in immer dünnerer Lage bis fast zur Deckplatte hinziehen. Die Kerne dieser dritten Gruppe stehen am dichtesten. Was speciell die Kerne der Vordersäule betrifft, so scheinen die kleinen, stärker gefärbten Kerne relativ zahlreicher geworden zu sein. Relativ selten finden sich Kerne, in denen deutliche Chromatinkörner zu erkennen sind. Dieser Befund könnte darauf deuten, dass die für das vorhergehende Stadium besprochenen beiden Kernkategorien dieselben Kerne in verschiedenen Entwickelungsstadien darstellen: die kleineren, stärker tingirten Kerne würden aus den grösseren durch Volumsverkleinerung und dichtere Zusammenballung des Chromatins hervorgehen. (Vergl. **Fig. 14**, Taf. XXXIX.) Sichere Schlüsse lassen jedoch die mir vorliegenden Präparate in dieser Richtung nicht zu.

Die Vascularisation, welche im letzten Stadium noch sehr beschränkt war, hat jetzt erhebliche Fortschritte gemacht.

6. Embryo 44.

Der Entwickelungsunterschied zwischen diesem und dem vorhergehenden Stadium ist wiederum recht bedeutend, wie **Fig. 15** (Taf. XXXIX), welche einen Querschnitt aus dem oberen Halsmark darstellt, verdeutlichen mag. Das Lumen des Centralkanals misst im dorsoventralen Durchmesser 360—380 μ, in der grössten Breite 68 μ. Die Form kann mit einem Stäbchen, dessen Ecken abgerundet sind, verglichen werden. Unterhalb der Mitte ist das Lumen spurweise erweitert. Der dorsale Abschnitt ist etwas schmäler als der ventrale. Seltsamer Weise fehlt die Einfaltung der Deckplatte in den oberen Rückenmarksabschnitten fast völlig. Mit dem Wegfall der dorsalen seitlichen Ausbuchtung ist auch die dorsale seitliche Anschwellung der Innenplatte sehr zurückgegangen. Die Dicke der Innenplatte ist gleichmässiger. Immerhin beträgt sie in den Seitentheilen auch jetzt noch in maximo 75 μ im dorsalen Abschnitt gegenüber 40 μ im ventralen Abschnitt.

Sehr eigenthümlich hat sich der Umriss der Mantelschicht gestaltet. Man könnte ihn am besten mit einem perspectivisch gesehenen, aufgeschlagenen Buch vergleichen, dessen Rücken durch das Lumen des Centralkanals dargestellt wäre. Die Vallis lateralis prägt sich am Seitenrand der Mantelschicht kaum mehr aus, doch bedingt die Vordersäule ventralwärts von der früheren Vallis lateralis noch immer eine leichte Vorbuchtung des Contours. Im Randschleier, d. h. also in der weissen Substanz ist die Vallis lateralis noch

zu erkennen, doch ist sie auch hier in Folge der dorsalwärts fortschreitenden Zunahme des Seitenstranggebietes viel seichter geworden. Von der Cylinderfurche ist kaum noch etwas zu sehen. Die Randfurche ist noch ziemlich deutlich geblieben. Das Seitenstrangsfeld stösst bereits an das Hinterstrangsfeld an. Das letztere steht jetzt mehr quer und ist erheblich in medialer Richtung gewachsen.

Innerhalb der Mantelschicht sind die im Stadium 43a unterschiedenen 3 Kernlager zur Noth noch wiederzuerkennen. Das dorsalste Kernlager ist auch jetzt noch das dichteste.

Die Bodenplatte ist stellenweise fast 70 μ, die Deckplatte meist nur wenig über 20 μ dick. Die Fissura mediana anterior hat sich sehr erheblich vertieft.

Im mittleren Halsmark ist die Vallis lateralis wieder etwas besser ausgeprägt. Das untere Halsmark zeigt die Sonderung der 3 Kernlager besonders scharf. Bemerkenswerth ist der dunklere Farbenton der zwischen den Kernen gelegenen Substanz in den lateralen Partien des ventralen und in den lateralsten Partien des mittleren Kernlagers.

7. Embryo 45.

Die segmentale Gliederung ist auf diesem Stadium bereits fast völlig verwischt.

Der Centralkanal hat noch ungefähr dieselbe Stäbchenform wie im letztbesprochenen Stadium. Vergl. **Fig. 16** (Taf. XXXIX), welche einen Querschnitt durch die Halsanschwellung darstellt. Ueber seine Maassverhältnisse giebt die folgende Tabelle Auskunft:

	dorsoventraler Durchmesser	grösste Breite
Oberes Halsmark	420 μ	62 μ
Unteres Halsmark	390 μ	76 μ
Mittleres Brustmark	350 μ	83 μ
Lendenmark	456 μ	76 μ

Im Hinblick auf diese Maasse möchte ich annehmen, dass bei Embryo 45 speciell die Entwickelungsvorgänge am Centralkanal erheblich rückständig sind. Solche individuelle Verzögerungen einzelner specieller Entwickelungsprocesse habe ich auch bei anderen Säugern oft genug constatiren können.

Die Gesammtentwickelung der grauen Substanz bietet ein sehr ähnliches Bild wie auf der vorausgehenden Stufe. Die Deckplatte ist verhältnissmässig dick (z. B. 47 μ in der Halsanschwellung). Die Innenplatte zeigt im Uebrigen noch immer die weitaus stärkste Entwickelung im Dorsalabschnitt des Lumens. Die Mantelschicht zeigt eine deutliche Vallis lateralis und lässt noch immer 3 Kernlager in dorsoventraler Reihenfolge erkennen. Die weisse Substanz bildet, mit Ausnahme des Deckplattengebietes, einen geschlossenen Ring. Insbesondere ist die Lücke im Seitenstrangsgebiet fast ganz ausgefüllt, so dass der Contour der weissen Substanz eine Vallis lateralis sowie Cylinder- und Randfurche nur noch andeutungsweise erkennen lässt. Die Fissura mediana anterior hat sich noch etwas mehr verengert und vertieft. Sie enthält, wie übrigens bereits im vorhergehenden Stadium, streckenweise bereits einen Fortsatz der weichen Rückenmarkshaut. Die letztere stellt seit dem Stadium 44 ein völlig selbständiges Gebilde dar.

Die Kerne der Mantelschicht zeigen grösstentheils einzelne Chromatinkörner und nur ganz ausnahmsweise eine homogene intensive Gesammtfärbung.

Der **Embryo 45a** zeigt in manchen Punkten eine etwas abweichende Entwickelungsstufe: die F. mediana anterior ist noch seichter, der in sie eindringende Fortsatz der weichen Rückenmarkshaut erst andeutungsweise entwickelt. Die Cylinder- und die Randfurche sind zu einer Furche, welche zugleich den Rest des Seitenthals repräsentirt, verschmolzen. Das Lumen des Centralkanals zeigt in den caudalsten Abschnitten unter der Deckplatte eine leichte Erweiterung.

8. Embryo 46.

Der wesentlichste Entwickelungsfortschritt in diesem Stadium wird dadurch bezeichnet, dass die Hinterstränge die Deckplatte überwachsen haben und im Septum medianum posterius in der Medianebene zusammenstossen. Das Septum stellt nichts anderes dar als die durch den Seitendruck der wachsenden Hinterstrangsanlage zusammengepresste Deckplatte. Von einer eigentlichen Naht des dorsalen Abschnittes des Centralkanals kann im Hinblick auf die unten folgenden Maassangaben, welche ich mit denjenigen des Embryo 44 zu vergleichen bitte, in diesem Stadium nur in geringem Umfang die Rede sein.

Im Einzelnen gestaltet sich die Configuration des Querschnittes folgendermaassen.

Im oberen Halsmark (vergl. **Fig. 17**, Taf. XXXIX) misst der Schlitz des Centralkanals im Dorsoventraldurchmesser 400 μ. Im dorsalsten Abschnitt ist er ca. 11 μ breit, der mittlere Abschnitt, „die Enge" des Centralkanals, ist unmessbar schmal, ventralwärts folgt dann wieder eine zweifache Erweiterung; der grösste Breitendurchmesser im ventralen Abschnitt beträgt 36 μ. Die Bodenplatte zeigt noch immer ein dicht gedrängtes Kernbüschel dorsal von der Commissura anterior alba. Die Deckplatte sitzt lanzenspitzenähnlich dem dorsalen Ende des Centralkanals auf und bildet, wie erwähnt, das Septum medianum posterius. Bemerkenswerth ist, dass das Lumen des Centralkanals dorsalwärts nicht ganz scharf abgegrenzt zu sein scheint. Man gewinnt den Eindruck, dass hier Zellen in das Lumen hineingedrängt werden. Die geringe oben zugegebene Obliteration des dorsalen Abschnittes des Centralkanals dürfte auf diesem Weg zu Stande kommen. So wird es auch verständlich, dass die Kerne hier unter sehr spitzem Winkel alle ventralwärts convergiren und etwas lang ausgezogen erscheinen. Die Innenplatte zeigt im oberen Bereich der Enge des Centralkanals die grösste Dicke (ca. 45 μ). Sie ist in diesen dorsalen Abschnitten gegen die Mantelschicht noch lange nicht so scharf abgesetzt wie in den ventralen Abschnitten, eine Thatsache, die auch in früheren Stadien zu constatiren ist. Wahrscheinlich ist dieser Unterschied dahin zu deuten, dass in den dorsalen Abschnitten noch immer ein stärkeres Auswandern von Neuro- und Spongioblasten in die Mantelschicht stattfindet. Ein weiterer Unterschied zwischen dem dorsalen und dem ventralen Wandabschnitt besteht darin, dass die Kerne der Innenplatte im ersteren rundlich oder oval, im letzteren grösstentheils fast stäbchenförmig sind. Auch dieser Unterschied ist schon in den vorhergehenden Stadien bemerkbar gewesen, tritt aber jetzt besonders scharf hervor. Auch wird der cylindrische Zellleib der ventralen Wandzellen immer deutlicher. Es unterliegt keinem Zweifel, dass es sich hier bereits um die definitiven Ependymzellen handelt. Der soeben des Näheren charakterisirte ventrale Wandabschnitt reicht ziemlich genau bis zur „Enge". Auf ähnliche Unterschiede hat bei Ungulaten bereits Prenant aufmerksam gemacht.

Die Mantelschicht im Ganzen hat noch immer die Form des aufgeschlagenen Buches, wie sie oben beschrieben wurde. Die Vallis lateralis ist im oberen Halsmark, dessen Beschreibung zunächst in Rede steht, sehr wenig ausgeprägt, wohl aber springt der dorsalste Theil der Mantelschicht etwas weiter lateralwärts vor: es handelt sich hier um die erste Anlage des Hinterhornkopfes. Verschiedene Kernlager zu unterscheiden ist schlechterdings unmöglich, nur fällt die dichtere Zusammendrängung der Kerne in der soeben erwähnten Anlage des Hinterhornkopfes auf. Auch sind im Ganzen die Kerne im dorsalen Abschnitte noch immer etwas dichter als im ventralen Abschnitte. Die Kerne der Vordersäule sind grösstentheils rundlich. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 5 und 7 μ. Im Kern findet man meist 3—5 Chromatinkörner, darunter fast stets einige wandständige. In einigen wenigen Kernen ist bereits ein grösserer Nucleolus vorhanden. Ein Chromatinnetz ist in vielen Kernen schon angedeutet. Ein birnförmiger Zellleib ist hier und da zu erkennen (vereinzelt auch schon in viel früheren Stadien). Einzelne Kerne liegen auch

ventral von der Bodeninnenplatte, also im Bereich der vorderen Commissur und der diese kreuzenden, undeutlich erkennbaren Fortsätze der Ependymzellen.

Die Fissura mediana anterior ist sehr wenig ausgesprochen. Die ventralen Kanten der Vordersäulen stossen unter sehr stumpfem Winkel zusammen.

Im unteren Halsmark (z. B. Objectträger XIII, 1. Reihe) misst der dorsoventrale Durchmesser des Centralkanals im Mittel ca. 430 μ. (Vergl. **Fig. 18**, Taf. XXXIX.) Seine Form ist im Wesentlichen dieselbe geblieben, nur erstreckt sich seine ventrale Erweiterung erheblich weiter dorsalwärts, und dementsprechend ist die Enge erheblich verkürzt. Die ventralen Kanten der beiden Vordersäulen treffen an der Mittellinie unter fast gestrecktem Winkel auf einander. Die Mantelschicht zeigt eine sehr ausgeprägte Vallis lateralis, so dass man hier bereits von einem „Seitenstrangswinkel“ sprechen kann. Dorsal setzt sie sich gegen die Hinterhornanlage durch eine innere Randfurche, ventral gegen die Vordersäule durch eine innere Cylinderfurche ziemlich scharf ab. Demgemäss hebt sich auch der Kopf des Hinterhorns noch schärfer ab. Die Anlage des Septum medianum posterius springt nicht so weit schnabelförmig vor. Der Seitenrand der Vordersäule verläuft fast geradlinig und genau dorsoventral. Die Fissura mediana anterior ist ungewöhnlich seicht, auf vielen Schnitten ist sie überhaupt nicht zu erkennen.

Im Brustmark (z. B. Objectträger XXI, 4. Reihe) findet man wiederum eine andere Configuration der grauen Substanz. (Vergl. **Fig. 19**, Taf. XL.) Die „Enge“ hat an Ausdehnung in dorsoventraler Richtung wieder etwas zugenommen. Der dorsoventrale Durchmesser des gesammten Centralkanals beträgt 345 μ. Die ventrale Erweiterung, deren Transversaldurchmesser im unteren Halsmark noch bis zu 42 μ betrug, ist jetzt auch erheblich schmäler geworden; ihr Transversaldurchmesser sinkt bis auf 20 μ. Die Vordersäulen haben gleichfalls an transversaler Breite sehr erheblich eingebüsst. Sie springen lateralwärts über die Sagittalebene der Vallis lateralis nicht mehr vor. Von einer inneren Cylinderfurche kann daher auch nicht mehr die Rede sein. Um so deutlicher hebt sich die Hinterhornkopfanlage als ein lateraler Vorsprung ab. Die innere Randfurche ist daher auch sehr scharf ausgeprägt. Die ventralen Kanten der beiden Vordersäulen bilden wiederum fast eine gerade Linie. Die Fissura mediana anterior ist nur schwach angedeutet. Das Septum medianum posterius ist noch etwas kürzer als im unteren Halsmark.

Im Lendenmark, welches mir allerdings nur theilweise zur Verfügung stand, bildet das Lumen des Centralkanals einen ziemlich schmalen Schlitz, welcher dorsal etwas breiter ist als ventral. Eine sehr unbedeutende Erweiterung ist an der Grenze des ventralen und mittleren Drittels zu erkennen. Die Vallis lateralis ist sehr deutlich. Die innere Rand- und die innere Cylinderfurche sind gut zu erkennen. Die ventrale Randlinie der Vorderhörner bildet eine gerade Linie, welche über den ventralen Boden des Centralkanals kaum vorspringt. Die Fissura mediana anterior fehlt fast vollständig.

9. Embryo 47.

Dieses Stadium bezeichnet einen sehr erheblichen Entwickelungsfortschritt. Schon auf den ersten Blick fällt die starke Breitenzunahme des Rückenmarks und die hiermit in Verbindung stehende stärkere Entwickelung der weissen Substanz auf. Der Einzelbesprechung lege ich **Fig. 20** (Taf. XL) zu Grunde, welche einen Querschnitt durch den caudalen Theil der Halsanschwellung darstellt und also speciell zum Vergleich mit Fig. 18 geeignet ist.

Der dorsoventrale Durchmesser des gesammten Rückenmarks beträgt in der Medianebene 620 μ, wobei in Betracht zu ziehen ist, dass er durch die Fissura mediana anterior, welche hier etwa 45 μ tief ist, verkürzt ist. Der Transversaldurchmesser beträgt fast genau 1 mm. Der Centralkanal erscheint deltoidförmig: die beiden kurzen Seiten des Deltoids treffen in der ventralen Spitze, die beiden langen Seiten in

der dorsalen Spitze zusammen, alle 4 Seiten erscheinen leicht convex gegen das Lumen vorgetrieben. Der dorsoventrale Durchmesser des Lumens beträgt etwas über 200 μ, der grösste transversale 100 μ.

In der Mantelschicht sind Vorder- und Hinterhorn sehr scharf abgesetzt. Ersteres springt weiter lateralwärts vor als letzteres. Der Seitenstrangswinkel springt tief ein. Innere Randfurche und innere Cylinderfurche lassen sich nicht mehr trennen.

Der Contour der weissen Substanz zeigt ausser der Fissura mediana anterior im hinteren Theil des Seitenstranges eine deutliche Kerbe. Sie entspricht der Lage nach ziemlich genau dem Sulcus accessorius lateralis dorsalis, wie ihn z. B. kürzlich OBERSTEINER [1]) wieder bei dem Menschen beschrieben hat. Eine leichte Delle war in dieser Gegend auch auf dem letzten Stadium bereits angedeutet. Während indes auf dem letzten Stadium auch das Wirbelrohr in diesem Bereich eine leichte Verengerung zeigte, liegt eine solche jetzt in keiner Weise vor. Man wird also für die jetzt vorliegende Furche, welche in ähnlicher Weise übrigens vielfach in der Entwickelung der Säuger wiederkehrt, eine andere Erklärung suchen müssen. Im Hinblick auf die Beobachtungen bei dem Menschen könnte man etwa daran denken, dass die Pyramidenbahn auf unserem Stadium noch nicht angelegt sei und dass darum eine Lücke im Seitenstrangaufbau bleibe. Obwohl die Pyramidenbahn in der That bei *Echidna* wahrscheinlich grösstentheils im Seitenstrang verläuft, erscheint mir die soeben in Erwägung gezogene Annahme doch ziemlich unwahrscheinlich, da die Anlage der Pyramidenbahn bei dieser Annahme ganz ungewöhnlich spät erfolgen müsste. Andererseits könnte man an ein individuelles Persistiren der Randfurche denken. Ueber diese Annahme könnte man erst entscheiden, wenn mehrere Embryonen aus diesem Stadium zur Untersuchung gelangen. Ich muss also die Natur der Furche noch offen lassen. Ich kann nur noch hinzufügen, dass in der Gegend der Furche das Gewebe zugleich auffällig leicht einreisst. Dass nicht etwa nur ein solches Einreissen vorliegt, geht aus der constanten und symmetrischen Lage der Kerbe bei Verfolgung der Serie hervor.

Das Septum medianum posterius stellt noch immer einen etwa dreieckigen Fortsatz der Deckplatte dar. Die Spitze des Dreieckes ist dorsalwärts gekehrt, reicht aber nicht ganz bis zur Peripherie. Die Kerne der Deckplatte liegen in der unmittelbaren Umgebung des Centralkanals noch sehr dichtgedrängt, gegen die Spitze des Dreieckes hingegen zerstreuter. Hier und da glaube ich noch einzelne karyokinetische Figuren zu erkennen. Der Zwischenraum zwischen der Peripherie und der Dreieckspitze wird durch eine Masse ausgefüllt, welche selbst bei den stärksten Vergrösserungen keine deutliche Structur erkennen lässt. Es kann sich entweder um einen sehr dichtmaschigen Randschleier (etwa als Anlage der GOLL'schen Stränge) oder um dichtgedrängte Fortsätze der dorsalsten Ependymzellen handeln. Dieses sehr charakteristische Gebiet zeigt gegen die Peripherie hin eine deutliche, etwa keilförmige Verbreiterung und springt in einer Gesammtbreite von etwa 130 μ über den Randcontour etwas vor. Auch ist es durch eine seichte Furche gegen den lateralen Haupttheil des Hinterstranges abgesetzt. Gerade diese Thatsachen scheinen mir zu Gunsten der ersten Alternative zu sprechen, wonach es sich um die Anlage des GOLL'schen Stranges handeln würde.

Die Innenplatte zeigt noch immer stellenweise eine Mächtigkeit von über 20 μ, so namentlich im Bereich der dorsalen Kanten des Deltoids, während im Bereich der ventralen Kanten die Dicke in maximo 15 μ beträgt. Die Bodenplatte ist bis zu 50 μ dick und zeigt ein dichtes Büschel von Ependymzellen, welche nicht zu regelmässigen Schichten geordnet sind und namentlich ventralwärts etwas lockerer liegen.

Die Kerne der Vordersäule der Mantelschicht sind grösstentheils rundlich. Der Durchmesser der meisten dieser Kerne schwankt zwischen 7 und 9 μ. Ein einheitlicher Nucleolus findet sich fast niemals,

---

1) Arb. a. d. neurol. Inst. an d. Wiener Univ., 1902, Heft 8, p. 396—400.

gewöhnlich finden sich 2 oder 3 oder noch mehr Chromatinkörner und ein feines Chromatinnetz. Die Zellleiber sind in den Vordersäulen viel besser zu erkennen als in den dorsalen Abschnitten der grauen Substanz.

Die Kerne in der Anlage des Hinterhornkopfes sind chromatinreicher und kleiner (meist 3—6 μ); ausserdem liegen sie viel dichter gedrängt. Im Zwischentheil der grauen Substanz herrschen Kerne vor, welche denjenigen der Vordersäule gleichen, jedoch etwas kleiner sind; ausserdem findet man hier stets auch einige auffällig chromatinreiche, fast in toto dunkel gefärbte Kerne.

Vergleicht man mit dem eben geschilderten Bild das obere Halsmark, z. B. Objectträger X, so fällt zunächst die Umwandlung des Centralkanals auf. Er verschmälert und verlängert sich, wenn man die Serie im Cervicalmark oralwärts verfolgt, stetig, bis er im oberen Cervicalmark einen schmalen, 380 μ langen Spalt darstellt, der im Mittel nur etwa 9 μ in der Breite misst und nur sehr unbedeutende Erweiterungen zeigt. Der Gesammtquerschnitt des Rückenmarks ist rundlicher: der Dorsoventraldurchmesser beträgt beispielsweise 760 μ, der Transversaldurchmesser 750 μ. Die Fissura mediana anterior ist noch wesentlich seichter. Der dreieckige Fortsatz der Deckplatte (Septum medianum posterius) ist weniger scharf ausgeprägt, auf vielen Schnitten erscheint er zweizipflig. Die Hinterhörner springen weiter lateralwärts vor als die Vorderhörner.

Ganz anderen Bildern begegnet man, wenn man die Serie caudalwärts verfolgt. Im Brustmark prägt sich die querovale Form des Gesammtquerschnittes noch schärfer aus, so findet man beispielsweise einen dorsoventralen Durchmesser von 510 μ bei einem Querdurchmesser von 850 μ. Die Deltoidform des Lumens des Centralkanals bleibt im Brustmark erhalten. Die Vordersäulen erfahren eine starke Reduction, so dass die Hinterhörner weiter lateralwärts vorspringen als die Vorderhörner. Gegen das Lendenmark hin tritt wieder eine Verlängerung und Verschmälerung des Lumens des Centralkanals ein. Die den seitlichen Ecken des früheren Deltoids entsprechende Erweiterung verschwindet jedoch auch im Lumbalmark nicht vollständig. Eine Anschwellung der Vordersäule, wie sie im unteren Halsmark nachzuweisen war, zeigt sich im Lendenmark nur in viel geringerem Maasse. Der Spitzenfortsatz der Deckplatte ist sehr schwach entwickelt, ebenso ist das Gebiet, welches oben als Anlage des GOLL'schen Stranges gedeutet wurde, kaum andeutungsweise vorhanden. Die Fissura mediana anterior ist sehr seicht. Im caudalsten Abschnitt des Rückenmarks findet sich nur eine sehr unbedeutende, langgestreckte Erweiterung des Centralkanals.

Weitere Serien stehen mir für die Entwickelung des Rückenmarks nicht zur Verfügung. Es liegt auf der Hand, dass die Entwickelung mit dem zuletzt beschriebenen Stadium noch nicht abgeschlossen ist. Dem Abschluss am nächsten ist sie zweifellos in der Halsanschwellung.

B. Entwickelung des Gehirns.

1. Embryo 40.

Schon auf diesem Stadium ist die Dreitheilung in Hinterhirn, Mittelhirn und Vorderhirn sehr deutlich ausgesprochen. Die Abgliederung der Hemisphären durch den Sulcus hemisphaericus (Stielfurche HIS) hat noch nicht begonnen (siehe jedoch unten). Der Augenstiel hat sich bereits in der bekannten Weise entwickelt.

Die Einzelbetrachtung knüpfe ich an **Fig. 21** (Taf. XL) an, auf welcher ein Schnitt dargestellt ist, welcher der Scheitelkrümmung ungefähr parallel liegt. Der hinterste Hohlraum ist der 4. Ventrikel. Seine Decke bildet das dünne Tegmen myelencephali (am unteren Rand der Figur). Die Faltungen des letzteren dürften arteficiell sein. Der Boden des Hinterhirns zeigt links eine dreifache, rechts eine zweifache Knickung. Die

tiefe Furche, welche mit breitem Grund die rechte und linke Hälfte des Rautenbodens trennt, ist der Sulcus medianus rhombi. Die medialere seitliche Furche entspricht dem Sulcus limitans; sie trennt den Flügelwulst *E* vom Grundwulst *C*. Die lateralere seitliche Furche ist als innere Lippenfurche im Sinne von HIS zu deuten. Eine äussere Lippenfurche wie überhaupt der Wulst der sogenannten Rautenlippe fehlt noch. An der inneren Lippenfurche geht die Seitenplatte in die Taenia ventriculi quarti und damit in das Tegmen myelencephali über. Von einer Rautenlippe ist auf diesem Stadium im Uebrigen noch nichts zu finden. Die einzige deutliche Furche der Aussenfläche fällt noch ganz in die Grundleiste im HIS'schen Sinne und darf nicht etwa als Grenze der Grundleiste und der Flügelleiste angesehen werden. Ich bezeichne sie als Fossa paramediana externa rhombencephali (C'). Ein Sulcus intermedius im Sinne GROENBERG's (medial vom Sulcus limitans) ist nicht zu finden. Die breite Substanzbrücke zwischen dem 4. Ventrikel und dem Mittelhirnventrikel gehört dem Boden des vorderen Abschnittes der Rautengrube an. Geht man in der Serie rückwärts, d. h. vergleicht man Schnitte, welche der Scheitelkrümmung näher, also kurz gesagt parietaler liegen, so gelangt man bald an einen Schnitt, welcher den Boden der Rautengrube nicht mehr streift, sondern über denselben hinweg durch den Isthmusabschnitt des Ventrikels führt. Ein solcher Schnitt ist auf **Fig. 22** dargestellt. Hier folgen 3 seitliche Wülste auf einander, welche mit *A*, *B* und *C* bezeichnet werden sollen. Wählt man einen noch etwas höheren Schnitt, so ist bereits die Isthmusdecke, im Bereich der Plica rhombo-mesencephalica, des späteren Velum medullare anterius getroffen, und sonach schiebt sich zwischen Mittelhirnventrikel und 4. Ventrikel nunmehr wieder eine Substanzbrücke.

Der Mittelhirnventrikel selbst hat auf dem in Fig. 21 dargestellten Schnitt, wenn man sich sein vorderes Ende geschlossen denkt und von einzelnen Aus- und Abrundungen absieht, die charakteristische Gestalt einer Raute, an welcher man zwei vordere und zwei hintere Kanten unterscheiden kann. Die hintere Kante zeigt jederseits eine in das Lumen vorspringende Vorwölbung, welche mit dem Wulste *A* von Fig. 22 identisch ist. Dieser Wulst *A* und der ihm benachbarte Wulst *B* lassen sich noch auf Schnitten nachweisen, welche nahe der Kuppe des Mittelhirnbläschens geführt sind. Es liegt sehr nahe, diese Wülste als die beiden Segmente des Mittelhirnbläschens aufzufassen. Die Furche an der Seitenecke der Raute werde ich stets als α oder als Sulcus lateralis internus mesencephali bezeichnen. Sie lässt sich in diesem Stadium ohne deutliche Unterbrechung bis zur Wurzelfurche des Augenstiels verfolgen und ist daher in ihrem weiteren Verlaufe als Sulcus opticus im Sinne der Autoren zu bezeichnen.

Zwischen den beiden Wülsten, welche der Plica mesodiencephalica (siehe jedoch unten) entsprechen und welche ich mit *D* bezeichne, öffnet sich der Mittelhirnventrikel in den Vorderhirnventrikel. Der letztere ist, da das Vorderhirn in Folge der starken Scheitelkrümmung erheblich unterhalb des Mittelhirns liegt, nur in seinem obersten Abschnitt getroffen und erscheint daher sehr unansehnlich. Seine seitliche Ausbuchtung bezeichne ich mit δ, die vordere, welche auch im Aussencontour sich als leichte Erhebung (Torus medianus externus tecti prosencephali) nach beiden Seiten absetzt und dadurch an die Epiphyse erinnern könnte, mit τ (Sulcus medianus internus tecti prosencephali). Die Ausbuchtung δ entspricht, wie die Verfolgung der Serie lehrt, einfach der Vorwölbung der Hemisphäre.

Die tief einschneidende Aussenfurche D' [1]) zwischen Vorder- und Mittelhirn fasse ich nicht einfach als Fossa mesodiencephalica. Ich glaube vielmehr, dass hier sich bereits der hintere Abschnitt des Sulcus hemisphaericus zu bilden beginnt und dadurch die Fossa mesodiencephalica etwas vertieft ist. Die starke Wanddicke des Vorderhirns auf der Figur beruht nur darauf, dass die Wand im Schiefschnitt getroffen ist.

1) Die den Furchen bezw. Wülsten des Ventrikelreliefs entsprechenden Wülste und Furchen der Aussenfläche bezeichne ich stets durch Strichelung.

Ueber histologische Details habe ich bezüglich der Figg. 21 und 22 nur wenig zu bemerken. Im Rhombencephalon hat sich eine deutliche Abgrenzung einer Mantelschicht von der Innenplatte noch nicht vollzogen, dagegen ist bereits ein breiter Randschleier zur Entwickelung gelangt. Die Kerne liegen in der Innenplatte ungemein dicht. Eine Membrana limitans interna ist bereits vorhanden, eine M. limitans externa nur angedeutet. Im Mittelhirngebiet ist bereits überall auch eine deutliche M. limitans externa angelegt. Im Bereich des Wulstes *A* ist auch die Abscheidung einer deutlichen Mantelschicht bereits erfolgt. Auch die sogenannte Säulenschicht, welche im Rautenhirn nur sehr unvollkommen abgegrenzt war, ist im Mittelhirn viel schärfer abgesetzt und im Ganzen auch breiter.

Fig. 23 (Taf. XL) stellt einen Schnitt dar, welcher um 29 Schnitte tiefer liegt. Zwischen Mittelhirn und Hinterhirn hat sich hier bereits, da der Schnitt unterhalb der Kuppel der Sattelbeuge liegt, die Anlage des mittleren Schädelbalkens geschoben. Im Rautenhirn erscheint die Grundwulst *C* stark abgeflacht und verbreitert. Der Flügelwulst *E* hat sich links etwas steiler aufgerichtet. Der Sulcus limitans ist sehr flach, der Sulcus medianus stellt nicht mehr einen tief eingegrabenen, von fast senkrechten Wänden begrenzten Kanal dar, sondern eine im Querschnitt stumpfwinklige, breit sich öffnende Einsenkung. Die innere Lippenfurche ist fast unverändert, dagegen ist die Fossa paramediana externa (vergl. p. 244) fast ganz verstrichen. Eine Fissura mediana anterior med. oblong. fehlt vollständig.

Der Mittelhirnventrikel ist bereits ganz in den Vorderhirnventrikel übergegangen. Die an den mittleren Schädelbalken anstossende Hirnlamelle entspricht dem Tuber cinereum. Der anstossende Wulst *A* ist ganz abgeflacht. Die Furche α ist links noch gut ausgeprägt, aber der Wulst *D* (vor der Furche α) ist schon fast verschwunden. Rechts liegt der Schnitt nicht ganz so tief, daher ist hier der Sulcus lateralis int. mes. noch etwas breiter, auch springt der Wulst *D* noch stärker vor. Die Furche *D'* ist ausserordentlich seicht geworden. Links ist sie kaum noch zu erkennen. Ich deute sie hier natürlich erst recht als die erste Anlage des Sulcus hemisphaericus. Die Ausbuchtung δ hat sich stark ausgeweitet. τ schneidet viel schärfer ein als auf dem letzten Schnitt, dagegen ist τ' kaum andeutungsweise im Aussencontour angedeutet. Gerade weil τ' nur auf 4 Schnitten etwas schärfer lateralwärts abgesetzt ist, scheint es mir nicht ausgeschlossen, dass es sich doch bereits um die erste Anlage der Epiphyse handeln könnte.

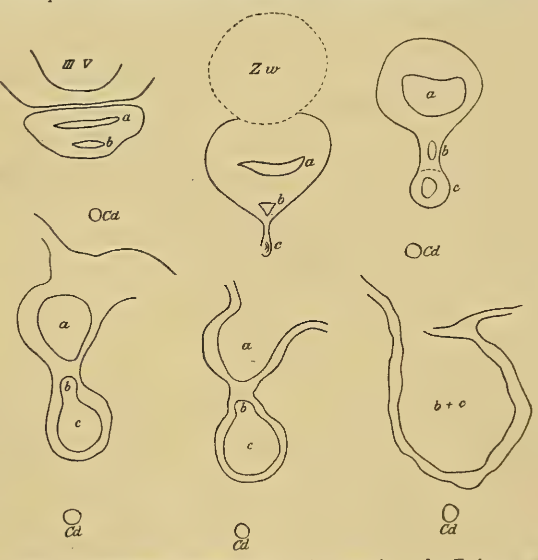


Fig. 1. Successive Schnitte durch die Hypophyse des Embryo 40. *Cd* Chorda dorsalis, *III V* 3. Ventrikel, *Zw* Boden des 3. Ventrikels, *a*, *b*, *c* Ausweitungen der Hypophysentasche. Auf den beiden letzten Schnitten öffnet sich die Hypophysentasche in die Mundbucht.

In den folgenden Schnitten erscheint sehr bald der Stiel der Augenblase und im Bereich der Sattelbucht die Chorda. Vor dem Auftreten der Augenblasenstiele schärft sich die Furche α nochmals schärfer zu. Sie scheint direct in den Sulcus opticus überzugehen, bezw. das hintere Endstück des Sulcus opticus darzustellen (siehe oben). Die Augenblasenstiele bieten im Uebrigen das bekannte Bild. Verfolgt man die Serie noch weiter, so stellt sich das Vorderhirn sehr bald als ein Fünfeck dar, dessen eine Ecke

oralwärts liegt. Vergl. Fig. 24 (Taf. XL.) Noch einige Schnitte weiter findet man statt des Fünfeckes ein birnförmiges Lumen; das stumpfe Ende der Birne ist oralwärts gerichtet.

Besonderes Interesse bietet die Entwickelung der Hypophyse. Wie die beifolgende Figurenreihe (Textfig. 1) zeigt, fehlt der Processus infundibularis noch fast vollständig. Die Hypophysentasche zeigt mehrfache Ausbuchtungen. Zum Verständniss des Bildes weise ich schon jetzt vergleichsweise auf die KUPFFER'schen Figg. 240, 245 und 247 (*Anguis fragilis* und *Coluber natrix*) hin, während ein Vergleich mit dem Insectivorengehirn (etwa GROENBERG's Abbildungen) zunächst geradezu verwirrt.

Nicht weniger interessant ist die weitere Verfolgung des Hinterhirns. **Fig. 24** und **25** erläutern den Thatbestand. In erster Linie mache ich auf die starke Verdünnung der Bodenplatte aufmerksam. In zweiter Linie fällt die Segmentation nach Neuromeren auf. Die Identification der letzteren bietet freilich die genugsam bekannten Schwierigkeiten. Alle Neuromeren sind auf der Aussenfläche sehr viel weniger markirt als auf der Ventrikelfläche. Auf Fig. 24 folgen auf den dem Sulcus medianus anliegenden Grundwulst *C* drei Leisten, welche sämmtlich der Flügelplatte angehören. Die vorderste entspricht dem bereits beschriebenen Wulst *E*, die beiden folgenden bezeichne ich als *F* und *G*. Von *G* grenzt sich später noch ein weiter distalwärts gelegener Wulst *H* ab. Auf Fig. 25 (Taf. XLI) sind die Wülste *E* und *F* bereits mit *C* verschmolzen. Die beiden übrig bleibenden Wülste sind *G* und *H*. Hinter ihnen schickt sich eben der 4. Ventrikel zum Uebergang in den Centralkanal an. Die leichten Undulationen der Wand im hinteren Abschnitt lassen keine sicheren Abgrenzungen zu. Bei der Betrachtung der Figur ist natürlich die Schrägheit der Schnittrichtung zu berücksichtigen. Bezüglich der Deutung der soeben aufgezählten Wülste scheint mir so viel fest zu stehen, dass vor *E* noch das Kleinhirnencephalomer liegt. Zählt man also dieses als erstes, so würden *E*, *F*, *G* und *H* das 2.—5. Rautenhirnneuromer repräsentiren. Dabei muss offen bleiben, ob hinter *H* noch ein oder 2 weitere Rautenhirnneuromeren folgen. Die Furchen der Aussenfläche correspondiren keineswegs etwa genau mit den Leisten der Innenfläche. Das Gehörbläschen erscheint zunächst im vorderen Bereich von *G*. Auch später liegt es dem Hinterhirn im Bereich von *G* am nächsten. Da eine Verfolgung der Hirnnervenfasern in diesem Stadium noch nicht mit Sicherheit gelingt, ist es mir nicht gelungen, die einzelnen Neuromeren mit einigermaassen ausreichender Sicherheit zu den einzelnen Hirnnerven in Beziehung zu bringen.

Den histologischen Bau der Vorderhirnwand werde ich später kurz berühren.

2. Embryo 41.

Leider ist gerade der Kopftheil dieses Embryos etwas deformirt. Ich gebe daher keine Abbildungen, sondern beschränke mich auf eine kurze Angabe einiger Hauptthatsachen, welche sich trotz der Deformation zweifellos ergeben. Die Gestaltung des Rautenhirns ist fast unverändert geblieben. Ein Sulcus intermedius fehlt auch hier. Die Abgliederung der Mantelschicht ist stellenweise etwas deutlicher. Der Sulcus hemisphaericus hat an Tiefe und Ausdehnung erheblich zugenommen. Die Hemisphären erscheinen daher auch in ihrem hinteren Abschnitt bereits ziemlich scharf abgegliedert. In der Wand des Vorderhirns sind einzelne Schichten noch ebensowenig wie im vorausgehenden Stadium unterscheidbar.

3. Embryo 42.

Zum Verständniss der folgenden Abbildungen und Beschreibungen schicke ich die Bemerkung voraus, dass die Krümmungsverhältnisse des Kopfes bei diesem Embryo sich bereits erheblich verschoben haben. Am zweckmässigsten überzeugt man sich hiervon durch einen Vergleich von Fig. 40 und 42 der einleitenden Abhandlung von H. Prof. SEMON (Bd. II, Lief. 1, Taf. X). Ein solcher Vergleich ergiebt, dass nicht

nur die Scheitelkrümmung ausserordentlich zugenommen hat, sondern vor allem auch, dass das Mittelhirn stark nach vorn verschoben und etwas gesenkt ist, so dass das Tegmen myelencephali den höchsten Punkt des Kopfes einnimmt. Auf die Schnittbilder hat dies namentlich insofern einen wesentlichen Einfluss, als Schnittserien, welche wie die mir vorliegenden den Rumpf senkrecht zu seiner Hauptaxe schneiden, den Boden des Rautenhirns und das Tegmen myelencephali nunmehr streckenweise gerade in der umgekehrten Lage zeigen müssen wie in der Serie No. 40.

Fig. 26 (Taf. XLI) zeigt den Boden des Rhombencephalon kuppelförmig vom Tegmen myelencephali überwölbt. Der 4. Ventrikel hat sich bereits eben vom Centralkanal des Rückenmarks getrennt. Die Substanzbrücke zwischen dem Sulcus medianus rhombi und dem Centralkanal entspricht demjenigen Theil des Rautenhirns, welcher der Kuppe der Nackenbeuge angehört. Sulcus limitans und innere Lippenfurche sind sofort zu erkennen. Die Flügelplatte steht fast senkrecht zur Grundplatte. Der Sulcus medianus rhombi ist noch ausserordentlich tief. Ein grosses Interesse würden die Einstülpungen des Tegmen myelencephali verdienen, ich verzichte jedoch auf ihre Beschreibung, da ich zur Zeit noch nicht im Stande bin, künstliche Deformationen völlig auszuschliessen bezw. sicher zu eliminiren. Die Mantelschicht hat sich bereits allenthalben abgegliedert, nur in der Umgebung der inneren Lippenfurche fehlt sie noch. Das Tegmen myelencephali zeigt eine einfache Kernreihe, nur stellenweise erkennt man zwei mit einander verschränkte Kernreihen.

Die folgende **Fig. 27** (Taf. XLI) zeigt das Rautenhirn etwa im Bereich seiner mächtigsten Entfaltung. Auf den Zwischenschnitten war die Kleinhirnlamelle in ganzer Breite zu sehen gewesen. Sie geht aus dem Tegmen durch allmähliche Verdickung hervor. Die maximale Dicke beträgt 63 μ. In der Medianebene sinkt die Dicke auf 42 μ herab. Es hängt dies damit zusammen, dass auf der Ventrikelfläche der Kleinhirnlamelle eine deutliche Medianfurche (Sulcus medianus internus cerebelli) verläuft, während die äussere Oberfläche nur eine höchst unbedeutende mediane Leiste zeigt. Die seitlichen Theile der Lamelle zeigen eine sehr geringfügige ventrikelwärts gekehrte Concavität. Auf dem abgebildeten Schnitt geht der 4. Ventrikel bereits in den Mittelhirnventrikel über. In den Falten des schräg geschnittenen Rautenbodens erkennt man ohne Schwierigkeit die oben besprochenen Neuromerleisten im Allgemeinen wieder; die specielle Identification bietet allerdings ausserordentliche Schwierigkeiten, auf welche ich bei Embryo 43 zurückkomme. Die Fossa rhombomesencephalica ist sehr tief; der hinterste Theil der Mittelhirnblase hängt etwas über. Der Boden zeigt eine seichte, breite mediane Bodenfurche, wie spätere Schnitte (z. B. I, 13, 3) lehren. Der Boden der Fossa rhombomesencephalica hat in der Medianebene eine Dicke von etwas über 50 μ. Der Isthmusventrikel ist fast $^1/_4$ mm hoch. Der Boden des Isthmus ist wenig über 30 μ dick. Der vorhin erwähnte Schnitt I, 13, 3 liegt bereits unterhalb des Isthmusbodens.

Fig. 28 (Taf. XLI) zeigt vor dem Mittelhirnbläschen bereits das Zwischenhirnbläschen [1]), und zwar den Recessus mamillaris desselben. Beide sind getrennt durch die Fossa mesodiencephalica, deren basaler Abschnitt im Schnitt getroffen ist. Die Ventrikelfläche des Mittelhirns lässt noch eine Andeutung von Segmentation erkennen. Der in der Figur unten gelegene Theil des Vorderhirnbläschens stellt seinen Boden dar. Unter ihm liegt bereits die Anlage der Hypophyse. Ich bemerke schon jetzt, dass die weitere Verfolgung der Serie lehrt, dass das Lumen der Hypophysentasche schon kleiner und die Lappung der Tasche sehr viel geringer geworden ist. Der Stiel der Hypophysentasche ist solid und sehr schmal. Schwer ist die Deutung der in das Lumen einspringenden Vorbuchtung der lateralen Zwischenhirnwand. Im weiteren Verlauf der Serie gleicht sie sich sehr rasch aus und macht der Wurzelfurche des Augenstiels Platz. Auf dem

---

1) Die Rechtfertigung dieser Bezeichnung ergiebt sich im Folgenden.

Stadium 40 ist sie kaum andeutungsweise vorhanden. Ich hoffe an anderer Stelle nochmals auf sie zurückzukommen. Auf der Aussenfläche entspricht ihr eine seichte Delle. Der Infundibularfortsatz beginnt sich bereits zu entwickeln. Die Fossa hypophyseos wird weiterhin sehr deutlich (vergl. z. B. II, 3, 4). Bemerkenswerth ist auch das Verhalten der Ventrikelfläche des Zwischenhirnbodens. Anfangs, d. h. in dem caudalen Theil des Zwischenhirns (also dem oberen der Serie) stellt er eine dreitheilige Rinne dar, erst später nimmt er die verbreiterte Gestalt an, wie sie Fig. 28 wiedergiebt. Noch weiter oralwärts stellt er einen breiten Graben mit schräg abfallenden Wänden dar (II, 4). Der schräge untere Wandabschnitt setzt sich, wie **Fig. 29** (Taf. XLI) zeigt, gegen den oberen Abschnitt der Seitenwand des Zwischenhirns ziemlich scharf unter stumpfem Winkel ab; die diesem stumpfen Winkel entsprechende Furche ist der Sulcus Monroi, er tritt zuerst oberhalb der Augenstielfurche auf. Der Stiel der Augenblase öffnet sich unmittelbar am Boden.

Als weiteren Schnitt aus dieser Serie bilde ich in **Fig. 30** (Taf. XLI) einen Schnitt ab, welcher bereits die Hemisphärenanlage trifft. Auf Fig. 29 war links bereits die Hemisphäre eben angeschnitten. Jetzt sind beide Hemisphären etwa im Bereich ihrer stärksten Ausdehnung getroffen. Beiderseits ist die Hemisphäre gegen das Zwischenhirn bezw. den Rest des Vorderhirns durch den Sulcus hemisphaericus abgesetzt. Der Sulcus hemisphaericus mündet occipitalwärts in die Fossa mesodiencephalica. Vorn findet sich zu beiden Seiten des unpaaren, medianen vorderen Abschnittes des Vorderhirns eine seichte Delle, welche man zunächst als erste Anlage der Fissura rhinalis lateralis auffassen möchte; in Betracht käme auch, dass es sich um eine Fortsetzung der später genauer zu besprechenden, jetzt bereits angedeuteten Angularfurche handelt (vergl. p. 255). Die breite Communication zwischen dem 3. Ventrikel und dem Seitenventrikel ist das primitive Foramen Monroi. Auf den Zwischenschnitten zwischen Fig. 29 und 30 (z. B. R. 6, Schn. 4 ff.) lässt sich feststellen, dass der Sulcus Monroi direct in das Foramen Monroi einmündet. Bemerkenswerth ist auch ein Vergleich der vorderen Ventrikelwand auf Fig. 29 und 30. Auf Fig. 29 ist sie äusserst dünn (ca. 35 μ). Sie entspricht dem untersten Abschnitt der Lamina terminalis. Auf Fig. 30 ist ihre Dicke bereits auf 110 μ gewachsen[1]). Der äussere Contour zeigt zunächst eine sehr seichte mediane Kerbe, und die Ventrikelfläche eine zunächst sehr niedrige mediane Leiste, welche auch auf Fig. 30 zu erkennen ist. Die Leiste beginnt erst vor der Verbindungslinie der beiden Augenblasen und wird allmählich höher; scharf ausgesprochen wird sie erst, nachdem die Ventrikelwand im Mediangebiet erheblich dicker geworden ist. Dementsprechend vertieft sich auch die mediane Furche der Aussenfläche auf den folgenden Schnitten mehr und mehr. Schliesslich gestaltet sich die mediane Innenleiste zu einer tiefen Falte um, welche einer über 150 μ tief einschneidenden Aussenfurche entspricht. In diese Furche ist bereits während des grössten Theiles ihres Verlaufes Mesodermgewebe eingelagert. Ich bezeichne die Furche als Fossa interhemisphaerica. Sie ist im Wesentlichen mit der Sichelfurche der Autoren identisch, ich halte jedoch aus Gründen, welche weiterhin ersichtlich werden, die Bezeichnung „Sichelfurche" für wenig zweckmässig. Die der Fossa interhemisphaerica entsprechende Innenleiste bezeichne ich als Plica interhemisphaerica.

Ich halte es für sehr willkürlich, welchen Abschnitt der medianen Partie der Ventrikelwand man als Lamina terminalis abgrenzen und bezeichnen will. Ebenso ist die Bezeichnung Lamina reuniens (vergl. His, Die Entwickelung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate, Leipzig 1904, p. 64, Anm.) nichts weniger als scharf definirt. Man könnte die Definition der Lamina terminalis meines Ermessens namentlich auf zwei Wegen bestimmter fixiren, erstens indem man ihre vordere Grenze[2]) durch den Neuroporus bestimmt, oder zweitens, indem man ihre vordere Grenze dahin verlegt, wo die rein ependymäre Formation

1) Aus der Schnittrichtung erklärt sich diese Dickendifferenz nicht.

2) Die hintere Grenze ist mit genügender Schärfe durch das Chiasma bezw. die quere sogenannte Basilarleiste gegeben.

der Rindenformation Platz macht [1]). Die zweite Definition scheint mir deshalb misslich, weil späterhin die ependymäre Formation thatsächlich bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns reicht, also die ganze Vorderhirndecke einnimmt und später durch die Concrescentia primitiva secundär verdickt wird, und somit zur Abgrenzung eines Abschnittes dieser Vorderhirndecke nicht zu verwenden ist. Selbst im vorliegenden Stadium, wo die dem Chiasma ferneren Abschnitte der Vorderhirndecke sich gegen die dem Chiasma zunächst gelegenen Abschnitte durch ihre erheblichere Dicke abheben, würde eine scharfe Grenze hierauf nicht zu gründen sein, da der Uebergang von den dünnen zu den dicken Wandpartien keineswegs plötzlich stattfindet. Gegen die erste Definition dürfte schwerlich etwas einzuwenden sein. Praktisch bietet sie jedoch noch einstweilen die Schwierigkeit, dass mangels vollständiger Serien jüngerer Embryonen die Stelle des Neuroporus zur Zeit noch bei vielen Thieren nicht bestimmt werden kann. Ich werde daher vorläufig die Bezeichnung Lamina terminalis ganz der descriptiven Anatomie des vollentwickelten Gehirns überlassen und lasse dahingestellt, ob, wenn später mit Hülfe des Neuroporus eine sichere Abgrenzung auch bei Embryonen gelingt, diese Abgrenzung mit der Abgrenzung der Lamina terminalis bei dem erwachsenen Thier zusammenfällt. Ich bezeichne daher vorläufig das gesammte Mediangebiet des Vorderhirns von dem Chiasma opticum bis zur Fossa mesodiencephalica (im Gegensatz zu dem hinter dem Chiasma gelegenen „Bodengebiet") als Kuppelgebiet [lateinisch Tholus event. auch Lamina reuniens] [2]). Sobald die Fossa praediencephalica auftritt, so unterscheide ich ein vorderes und ein hinteres Kuppelgebiet. Ersteres kann auch als Tholus telencephali, letzteres als Tholus diencephali bezeichnet werden. Gelingt es, bei einem Thier den Neuroporus von Stadium zu Stadium zu verfolgen, so theile ich den Tholus telencephali mit Burckhardt in eine Lamina infraneuroporica und eine Lamina supraneuroporica. Die Lamina terminalis entspricht einem entwickelungsgeschichtlich nicht scharf abgrenzbaren Abschnitt des vorderen Kuppelgebietes, welcher dem Chiasma zunächst liegt. Der Ort der Concrescentia primitiva kann zu weiteren Abgrenzungen benutzt werden, muss aber von Fall zu Fall bestimmt werden.

Nach diesen schon jetzt unerlässlichen terminologischen Erörterungen kehre ich zu den Schnitten zurück, welche in der Serie dem in Fig. 30 abgebildeten folgen. Textfig. 2 giebt einen Schnitt wieder, welcher bereits vor der Fossa mesodiencephalica liegt. Das Mittelhirnbläschen ist daher vom Vorderhirnbläschen getrennt. Der Sulcus hemisphaericus hat sich beiderseits der Mittellinie stark genähert. Die Plica interhemisphaerica und mit ihr die Fossa interhemisphaerica haben an Mächtigkeit zugenommen. Die von den beiden Sulci hemisphaerici eingeschlossene Erhebung *Z* entspricht dem Kuppelgebiet des Zwischenhirns oder dem hinteren Kuppelgebiet. Die seichte Delle neben der Sichelspalte (vergl. auch p. 248) dürfte jetzt wohl eher als erste Anlage der Fissura rhinalis lateralis aufzufassen sein; mit ihr correspondirt ein ziemlich erheblicher Wulst auf der Ventrikelfläche, der Rhinalwulst oder, nach His, die erste Anlage eines Theiles des Streifenhügels (Crus epirhinicum von His). Jedenfalls ist bemerkenswerth, wie wenig hier die Wanddicke der Furchentiefe entspricht.

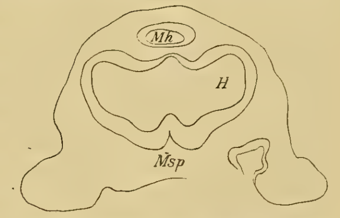


Fig. 2. Schnitt durch das Vorderhirn von Embryo 42. *Mh* Mittelhirnbläschen, *H* Hemisphäre, *Msp* Mantelspalte (Fossa interhemisphaerica). Unterhalb *Mh* liegt die Erhebung *Z* (vergl. den Text).

1) Dass es unzweckmässig wäre, in Anlehnung etwa an die Hirnanatomie des Erwachsenen die sogenannte Concrescentia primitiva (Groenberg) zur Grenzbestimmung zu verwenden, ergiebt sich schon daraus, dass in den verschiedenen Thiergruppen der Ort dieser Verwachsungsplatte nicht übereinstimmt.

2) Man darf dabei nur nicht an den Verbalbegriff „reuniens" die Vorstellung knüpfen, dass etwa dieses ganze Gebiet durch Schluss des Medullarrohres zu Stande gekommen sei; es kann im Gegentheil als sicher betrachtet werden, dass derjenige Theil des Kuppelgebietes, welcher als Lamina infraneuroporica bezeichnet wird, ganz oder wenigstens zum grössten Theil der ursprünglichen Bodenanlage der Medullarplatte angehört. Aus demselben Grunde halte ich auch die deutsche Uebersetzung von Lamina reuniens, „Schlussplatte", für irreführend.

Ausdrücklich sei noch bemerkt, dass Fasern der Commissura posterior im Bereich der Fossa mesodiencephalica noch nicht mit Sicherheit nachzuweisen sind. Ebensowenig habe ich die Epiphyse sicher bestimmen können, es sei denn, dass man den schlecht abgegrenzten hintersten Theil des hinteren Kuppelgebietes *Z* als erste Anlage der Epiphyse auffassen wollte, wofür allerdings die successiven Schnittbilder zu sprechen scheinen.

Der weitere Verlauf gestaltet sich sehr einfach. Die Fossa interhemisphaerica schneidet schliesslich durch, so dass rechts und links von einander getrennt die vorderen unteren Kuppen der Hemisphären erschienen. Eine seichte Fossa praediencephalica existirt bereits. Innerhalb der Hemisphären ist eine sichere Abgrenzung des Lobus olfactorius nicht möglich. Die Anlage des Rhinalwulstes lässt sich fast bis zur vorderen Hemisphärenspitze verfolgen.

Besondere Erwähnung verdient das Verhalten des hinteren Kuppelgebietes. Unmittelbar am Rand der Fossa praediencephalica verschmälert sich die Erhebung *Z* sehr stark, zugleich nimmt ihre Höhe zu, während die Wanddicke abnimmt. **Fig. 31** (Taf. XLII) erläutert dies Verhalten. Die Hemisphären sind eben im Begriff sich völlig zu trennen, das hintere Kuppelgebiet, bezw. die Erhebung *Z* erscheint zwischen ihnen eingekeilt. Einige Schritte weiter löst sie sich vor ihrem Verschwinden vollständig von den Hemisphären ab; sie hängt also frontalwärts etwas über die Fossa praediencephalica über. Das ganze Bild erinnert an die Paraphyse mancher Reptilien. Ich stehe auch nicht an, diese leichte vordere Zuspitzung des hinteren Kuppelgebietes der Paraphyse homolog zu setzen, wie im vergleichenden Abschnitt specieller erörtert werden soll. Eine tiefere Einsenkung hinter der Zuspitzung — etwa im Sinne eines Velum transversum — fehlt. Vor der Zuspitzung beginnt sofort die Einsenkung der Fossa interhemisphaerica. Ob der rechterseits sichtbaren seichten Furche lateral vom Sulcus hemisphaericus (bevor dieser in die Fossa interhemisphaerica mündet) eine besondere Bedeutung zukommt, ist vorläufig nicht zu entscheiden; links ist sie jedenfalls viel weniger deutlich. Sie könnte sich als Anlage der Fissura hippocampi erweisen. Auch der Ammonswulst ist vielleicht bereits angedeutet.

Auf den letzten Schnitten der Serie vertieft sich die F. rhinalis lateralis mehr und mehr, ohne an Breite zu verlieren, und nimmt schliesslich die bereits gut entwickelte Riechfaserung auf. Auch wandernde Zellen des Ganglion olfactorium glaube ich bereits mit Sicherheit zu sehen. Bezüglich näherer Einzelheiten über diese Theile muss ich auf den das peripherische Nervensystem behandelnden Abschnitt verweisen. Die Fissura prima (s. u.) ist noch nicht entwickelt.

Es erübrigt noch eine Besprechung des histologischen Baues der Vorderhirnwand. Während im Stadium 40 die Kerne eine fast ganz gleichmässige, durchschnittlich etwa 12-reihige, übrigens mannigfach verschränkte Schicht bilden, an welche sich aussen ein fast kernfreier, radiär gefelderter Randschleier anschliesst, hat sich jetzt bereits stellenweise, so namentlich in den vorderen Abschnitten des Vorderhirns die äussere Lage der Kerne etwas gelockert und zum Theil auch etwas anders orientirt. Damit ist die Bildung der Neuronalschicht (Mantel- oder Zwischenschicht von His) eingeleitet. Am dichtgedrängtesten stehen die Kerne im Allgemeinen noch im Bereich des Sulcus hemisphaericus. Hier ist auch der Randschleier noch am dünnsten. Die Kerne sind grösstentheils längsoval. Ihr längerer Durchmesser beträgt grösstentheils 5—8 μ, ihr kürzerer $3\frac{1}{2}$—$5\frac{1}{2}$ μ. Jeder Kern zeigt eine grössere Zahl zum Theil gröberer Chromatinkörner, von denen fast stets einige wandständig liegen. Vergleicht man die durchschnittliche Kerngrösse des jetzigen Stadiums mit dem Stadium 40 an identischen Stellen, so ergiebt sich kein sicherer Grössenunterschied; eher sind vielleicht sogar die Kerne des älteren Stadiums durchschnittlich etwas grösser. Jedenfalls sind hingegen die Kerne jetzt viel dichter gedrängt. Dass sie im Ganzen auch etwas stärker gefärbt sind, könnte auf Zufälligkeiten der Tinction beruhen, da auch andere Gewebe eine ähnliche, wenn auch

nicht so ausgesprochene Differenz bei Vergleichung der beiden Stadien erkennen lassen. — Die Wanddicke ist im Vergleich zum 1. Stadium auf mehr als das Doppelte angewachsen. Genauere Maasse ergeben sich direct aus den Figuren.

4. Embryo 43.

Die durch das Tegmen myelencephali fallenden Schnitte zeigen fast dieselbe Formgestaltung wie im Stadium 42. Insbesondere zeigt das Tegmen auch hier wiederum eine tiefe Längsfalte.

Die erste Figur, welche ich auf Taf. XLII unter **Fig. 32** gebe, ist zur ersten Orientirung besonders geeignet, weil der Schnitt einerseits den Centralkanal noch in Verbindung mit dem 4. Ventrikel zeigt und andererseits bereits die Kleinhirnlamelle schneidet und die hintere Kuppe der Mittelhirnwand trifft. Der Rautenboden zeigt noch fast genau dieselbe Configuration der Oberfläche wie bei dem vorhergehenden Embryo. Demgegenüber ist in der Bodenmasse des Hinterhirns ein nicht unerheblicher Entwickelungfortschritt zu verzeichnen, insofern nunmehr eine sehr deutliche Gliederung in 3 Schichten: Innenplatte, Neuronalschicht und Randschleier, eingetreten ist. Die Innenplatte ist im Bereich der Grundplatte schon sehr verdünnt, während sie im Bereich der Flügelplatte über die Hälfte der Wanddicke einnimmt. Sie erscheint dunkler, da die Kerne in ihr viel dichter gedrängt stehen. Die Neuronalschicht ist am lockersten im medialsten Abschnitt. Der Hypoglossuskern grenzt sich hier bereits ziemlich deutlich ab. Bemerkenswerth ist auch, dass sich zwischen Innenplatte und Neuronalschicht im Bereich der Flügelplatte noch ein sehr schmaler, fast kernfreier, auf der Figur hell erscheinender Streifen einschiebt. Im zugeschärften Gebiet der Taenia hat sich die Neuronalschicht überhaupt noch nicht abgegliedert. Ein Sulcus intermedius im Sinne von GROENBERG fehlt. Die Segmentation des Hinterhirns ist, wie die vorausgehenden und nachfolgenden Schnitte lehren, noch immer deutlich zu erkennen; auf dem abgebildeten Schnitt ist sie kaum angedeutet.

Die Kleinhirnlamelle ist in der Medianebene sehr scharf unter stumpfem Winkel geknickt (Sulcus medianus internus, vergl. p. 247). Die Innenfläche ist jederseits fast eben, die Aussenfläche schwach gewölbt. Histologisch zerfällt die Kleinhirnlamelle in 3 Schichten. Die innerste kann als Säulenschicht im Sinne von HIS bezeichnet werden. Sie ist sehr schmal und enthält nur wenig Zellkerne. Diese wenigen Zellkerne befinden sich bemerkenswerther Weise fast sämmtlich im Zustand der Karyokinese. Auch zeichnen diese Keimzellenkerne sich durch ihre rundliche Form aus (Durchmesser im Mittel ca. 6 μ). Die mittlere Schicht bildet die Hauptmasse der Lamelle (Dicke bis über 70 μ). Sie besteht aus bis zu 15 Kernreihen, welche jedoch unter sich mannigfaltig verschränkt sind. Die Kerne sind grösstentheils länglich. Die längere Axe des Kerns steht senkrecht zur Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Mittel 5 resp. 7—8 μ. In einzelnen Kernen zählt man bis zu 10 Chromatinkörner. Die äusserste Schicht war bei dem Embryo 40 noch sehr schmal und fast völlig kernfrei: sie imponirte einfach als Randschleier. Bei dem Embryo 42 ist sie bereits erheblich breiter und enthält bereits Zellkerne ähnlich wie bei dem Embryo 43. Bei diesem letzteren ist sie bis über 20 μ breit und enthält schon ziemlich viele Kerne, welche zum Theil hart bis an die Oberfläche heranreichen. Einzelne liegen der gut ausgeprägten Membrana limitans externa unmittelbar an. Von einer geschlossenen „äusseren Körnerschicht“ kann dabei noch keine Rede sein. Vergleicht man die Kerne in der äussersten Lage mit denjenigen der Hauptlage, so ergiebt sich, dass sie in der ersteren erstens sehr viel weniger dicht liegen und zweitens die radiäre Orientirung (senkrecht zur Oberfläche) zu einem grossen Theil eingebüsst haben. Damit steht wahrscheinlich in Zusammenhang, dass die Kerne der äussersten Lage zu einem grossen Theil nicht länglich, sondern rundlich erscheinen. Ich möchte hieraus nicht, wie dies etwa bei den Kernen der Keimzellen der innersten Lage gerechtfertigt ist, auf eine Kugelform aller dieser Kerne schliessen, vielmehr scheint mir eine Vergleichung successiver Schnitte zu lehren, dass es sich *wenigstens theilweise* auch um elliptische Kerne handelt, deren längere Axe im Schnitt quer getroffen ist. Woher die

Kerne der äussersten Lage stammen, kann kaum zweifelhaft sein. Eine medialwärts gerichtete, parallel zur Oberfläche verlaufende Einwanderung etwa aus dem Bereich der Rautenlippe im Sinne SCHAPER's u. A. ist in diesem Stadium ganz ausgeschlossen. Eine Rautenlippe ist noch gar nicht scharf entwickelt, und die ihr entsprechende Gegend hängt mit der Kleinhirnlamelle noch in viel zu geringem Umfang zusammen, als dass eine solche Einwanderung denkbar wäre. Auch findet man keineswegs etwa in den lateralen Theilen der Kleinhirnlamelle zahlreichere Kerne im Bereich der äussersten Lage als in den medialen Abschnitten. Es ist daher als sicher anzusehen, dass die Kerne der äussersten Lage oberflächenwärts aus der Hauptlage ausgewandert sind. Zieht man diese Thatsache und die bereits erwähnte lockere Anordnung und die Störung der radiären Orientirung in Betracht, so wird man nicht umhin können, die Hauptlage als Innenplatte und die äusserste Lage als Mantel- bezw. Neuronalschicht aufzufassen. Während also im Rückenmark ein zellfreier Randschleier als Anlage einer peripherischen weissen Substanz sich erhält, in den erst später Spongioblastenkerne einwandern, ist dies im Kleinhirn nicht der Fall. Schon in diesem Stadium erfolgt eine Kerneinwanderung bis zur Oberfläche. Hierin ist das Hauptmerkmal der specifischen Entwickelung des Kleinhirns gegeben. Der stricte Nachweis, dass schon jetzt unter den Kernen der äussersten Lage sich auch spätere Neuroblastenkerne und nicht nur Spongioblastenkerne befinden, lässt sich in diesem Stadium noch nicht führen. Auf Grund der Weiterentwickelung in den folgenden Stadien kann es als sehr wahrscheinlich betrachtet werden.

Die Segmentation ist namentlich auf den Schnitten des Objectträgers II sehr gut zu verfolgen und lässt sich auch ohne Schwierigkeit mit der Segmentation des Embryo 42 in Zusammenhang bringen, während mir trotz aller Reconstructionsversuche die Zurückführung auf die Segmentation des Embryo 40 nicht sicher gelungen ist. Insbesondere ist die Transversalgliederung mit der Längsgliederung (Segmentation) in so eigenartiger Weise combinirt, dass mir vorläufig eine Entwirrung nicht möglich scheint. Zu einer definitiven Verfolgung und Klarstellung der Segmentation sind weitere Zwischenstadien zwischen 40 und 42 unentbehrlich. Ich beschränke mich daher auf einige thatsächliche Angaben. Die lateinischen Buchstaben, welche ich dabei zur Vereinfachung der Darstellung wähle, haben mit den p. 246 verwendeten nichts zu thun. Gleiche Buchstaben weisen also in keiner Weise auf eine Homologie hin. Auf Fig. 32 ist nur der Sulcus limitans zu sehen. Medialwärts schliesst sich an ihn die Grundplatte A. Die Flügelplatte theilt sich auf den folgenden Schnitten in 2 Wülste B und C, der Wulst C weiterhin durch eine seichte Furche in 2 seichte Wülste C_1 und C_2. Geht man weiter, so erscheint zwischen der seitlichen Ecke des Rautenhirns und C ein weiterer, mit der Rautenlippe direct zusammenhängender Wulst D. Letzterer wird zusehends stärker. Die Trennungsfurche zwischen D und C vertieft sich in sehr charakteristischer Weise. Auf Fig. 27 (Embryo 42) ist sie beispielsweise auch schon sehr scharf ausgeprägt (die tiefste Furche am hinteren seitlichen Schnittrand der Rautengrube). Etwa gleichzeitig verschwindet die Furche zwischen C_2 und C_1 und bald darauf auch die Furche zwischen C_1 und B wieder, so dass C_2, C_1 und B wieder einen äusserst flachen Wulst bilden. Dabei nimmt D ansehnlich zu, und die Furche zwischen C und D verschiebt sich medialwärts. Im Hinblick auf den letzteren Umstand und die schiefe Schnittrichtung der Serie dürfte es wahrscheinlicher sein, dass die Furche zwischen C und D als Segmentationsfurche aufzufassen ist. Schliesslich verschmelzen $C_2 + C_1 + B$ auch mit der Grundplatte A, die Furche zwischen C und D wird flacher, und D selbst zerfällt durch eine seichte Delle in 2 Wülste, D_1 und D_2. Auf Fig. 27 sind D_1 und D_2 noch erkennbar.

Die Fossa rhombomesencephalica ist sehr tief und dementsprechend der Isthmusventrikelabschnitt sehr schmal; seine grösste Breite beträgt 250 μ.

Die Entwickelung des Mittelhirns ist gegenüber Embryo 42 nur wenig fortgeschritten. Eine Andeutung von Segmentation ist vorhanden. Die grösste Breite des Mittelhirnventrikels beträgt fast 760 μ.

Die Wanddicke beträgt in maximo 110 μ, im medianen Bereich des Mittelhirndaches sinkt sie bis auf 40 μ. In der innersten Schicht findet man einzelne Karyokinesen, jedenfalls in geringerer Zahl als in der Kleinhirnlamelle. Der Randschleier ist sehr kernarm. In den seitlichen und in den Dachpartien hat die Bildung einer Neuronalschicht begonnen.

Das Zwischenhirn schliesst sich ganz ebenso, wie dies für den Embryo 42 beschrieben wurde, an das Mittelhirn an, so dass sich eine einlässliche Beschreibung erübrigt. Leichte Undulationen der Zwischenhirnwand sind wohl schwerlich im Sinne einer Segmentation aufzufassen. Die Hypophysentasche stellt einen einfachen Schlitz dar, dessen Transversaldurchmesser in maximo fast 300 μ beträgt. Der Processus infundibularis ist noch wenig entwickelt. Die der Hypophysentasche benachbarte Bodenwand des Zwischenhirns ist stark verdünnt (stellenweise bis auf 9 μ). Die Wand der Hypophysentasche ist anfangs gleichmässig 28—30 μ dick. Später zeigt sich eine sehr kurze mediane Leiste auf ihrer hinteren unteren Fläche. Ich betrachte diese Leiste als einen Rest der früheren Nebentaschen. Weiterhin verdünnt sich die hintere untere Wand bis auf 12 μ. Der Hypophysenstiel ist schon fast ganz in einen soliden Strang von etwa 20 μ transversaler Breite verwandelt. Nur der vorderste Abschnitt der Hypophysentasche öffnet sich noch breit als feiner Ritz in die Mundbucht.

Die Wurzelfurche des Augenblasenstiels und der Sulcus Monroi verhalten sich noch fast genau so wie in dem letzten Stadium. Der Vorderhirnboden zeigt eine breite mediane Nische (Fossa mediana interoptica interna) im Bereich des Abganges des Augenblasenstiels.

Die Dicke der Seitenwand des Zwischenhirns beträgt in maximo fast 100 μ.

Das Hemisphärenhirn zeigt dieselben Lagebeziehungen wie im letzten Stadium, nur reicht das Hemisphärenhirn zu beiden Seiten des Zwischenhirns etwas weiter occipitalwärts. **Fig. 33** (Taf. XLII) zeigt oben das Kuppelgebiet des Zwischenhirns eingefasst von dem rechten und linken Sulcus hemisphaericus. Vergleicht man einen entsprechenden Schnitt des letzten Stadiums, so fällt auf, dass die Wölbung des Kuppelgebietes jetzt erheblich flacher ist. Oberhalb des Kuppelgebietes ist noch eben die hintere Abdachung des Mittelhirns getroffen. Rechts unten hat der Schnitt noch eben die vordere Wand des Augenblasenstiels etwas gestreift. Von der Anwesenheit von Commissurenfasern im Bereich der sehr seichten Fossa mesodiencephalica vermochte ich mich auch jetzt noch nicht zu überzeugen. Ebenso ist die Epiphyse noch nicht sicher abzugrenzen. Die Hemisphärenwand ist im lateralen Wandgebiet 50—70 μ dick. In der Säulenschicht finden sich ziemlich zahlreiche Mitosen. Die Innenplatte zeigt in maximo 8 verschränkte Kernreihen. Nur relativ wenige Kerne finden sich ausserhalb der Innenplatte. Von einer einigermaassen scharf abgegrenzten Neuronalschicht kann noch nicht die Rede sein.

Die vordere Wand des 3. Ventrikels, welche in dieser Gegend als Lamina terminalis zu bezeichnen ist, zeigt, wie auch aus der Fig. 33 ersichtlich ist, an der Aussenfläche vorübergehend eine seichte Medianfurche und dementsprechend an der Innenfläche einen seichten Medianwulst. Auf den sich anschließenden Schnitten verschwinden beide sehr rasch. Zugleich spitzt sich der Ventrikelraum frontalwärts ziemlich scharf zu, so dass von einer vorderen Wand wenigstens an der Innenfläche kaum mehr die Rede sein kann. Es handelt sich dann um den Graben mit schräg abfallenden Wänden, der bereits p. 248 geschildert wurde (Objecttr. IV, R. 6, Schn. 4).

Sehr bemerkenswerth ist wiederum das Verhalten des Kuppelgebietes des Zwischenhirns gegen die Fossa praediencephalica hin. Das Kuppelgebiet spitzt sich frontalwärts keilähnlich zu, ganz ebenso wie das p. 250 für das Stadium 42 beschrieben wurde. Das ebenda beschriebene Ueberhängen ist bereits nicht mehr so deutlich, doch ist eine etwas steilere Erhebung des Kuppelgebietes im vordersten Abschnitt des Zwischenhirns auch jetzt noch unverkennbar (sehr rudimentäre Paraphyse). Die Wand zeigt in dem vorderen Ab-

schnitt eine sehr merkliche Verdünnung, welche sich auch auf die angrenzende laterale Wand des Sulcus hemisphaericus erstreckt. Die beistehende **Fig. 34** (Taf. XLII) giebt diese Verhältnisse wieder. Zugleich ergiebt sich, dass sich an die verdünnte laterale Wand des Sulcus hemisphaericus ein seichter, aber deutlicher Längswulst anschliesst, die erste Anlage des Ammonswulstes. Derselbe ragt nicht nur über die angrenzende verdünnte Lateralwand des Sulcus hemisphaericus, sondern auch über das Niveau der angrenzenden Abschnitte des Hemisphärenhirns hervor. Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten der Aussenfläche der Wand im Bereich des Ammonswulstes. Auf den meisten Schnitten erscheint sie fast geradlinig, nur hier und da leicht eingedrückt. Es handelt sich um die p. 250 bereits erwähnte Furche, die erste Anlage der Fissura hippocampi. Jedenfalls kann also kaum davon die Rede sein, dass etwa die Fissura hippocampi durch Einstülpung den Ammonswulst hervorgebracht habe. Histologisch zeigt der Bau des Ammonswulstes noch kaum eine Abweichung von dem Bau der übrigen Rinde. Höchstens stehen die Kerne im Bereiche der Concavität der Krümmung etwas dichter, auch liegen einzelne Kerne so über einander, dass ihre Längsaxen sich in spitzem Winkel kreuzen. Die Säulenschicht ist speciell eher etwas kernreicher als in der übrigen Rinde.

Auf demselben Schnitt (Fig. 34) ist auch bereits die Delle der Fissura rhinalis (lateralis)[1]) sichtbar. Das hierdurch undeutlich abgegrenzte Rhinencephalon unterscheidet sich histologisch von dem Pallium noch sehr wenig. Die Kerne sind etwas rundlicher, Mitosen finden sich etwas häufiger; die Neuronalschicht hebt sich noch sehr wenig ab. Die Wanddicke und auch die Zahl der Kernreihen ist, auch wenn man, wie selbstverständlich, die Messungen auf Senkrechtschnitte reducirt, im Ganzen etwas grösser. Von einer sicheren Unterscheidung kann keine Rede sein.

Die Fossa und Plica interhemisphaerica (vergl. p. 248) verhält sich ganz ähnlich wie in dem vorhergehenden Stadium. Der Ammonswulst gleicht sich nach Trennung der beiden Hemisphären, also nach dem Durchschneiden der Sichelfurche sehr bald aus. Der der Fissura rhinalis entsprechende Bodenwulst (Rhinalwulst, Theil der Streifenhügelanlage) lässt sich wiederum fast bis zur vorderen Hemisphärenspitze verfolgen. Eine Fissura prima vermochte ich auch in diesem Stadium noch nicht sicher nachzuweisen.

Embryo 43a.

Leider ist der Kopftheil dieses Embryos etwas deformirt, wie sich aus den Schnitten mit Sicherheit ergiebt. Ich beschränke mich daher auf einige kurze Bemerkungen. Die Entwickelung ist sichtlich im Ganzen bereits etwas weiter vorgeschritten als bei dem Embryo 43. Die Neuronalschicht ist überall mächtiger. Die Rautenlippe ist viel stärker ausgeprägt. Der laterale Plexus chorioideus des 4. Ventrikels beginnt sich zu entwickeln. Der Hypophysenstiel ist schon stark rückgebildet. Der Trichterfortsatz hat an Ausdehnung sehr zugenommen. Die Fissura hippocampi ist erheblich tiefer. Auch scheint bereits die Fissura chorioidea zur Entwickelung gelangt zu sein.

Embryo 44.

Ich ordne die Besprechung im Interesse der Verständlichkeit etwas anders an und beginne mit dem auf **Fig. 35** (Taf. XLII) abgebildeten Schnitt, welcher das Vorderhirn in seinem tiefsten Theil schneidet und zugleich die Brückenbeuge getroffen hat. Da die Augenblasenstiele nicht während ihres ganzen Verlaufes in einer Ebene liegen, ist nur ein kurzes Verlaufsstück auf dem Schnitt sichtbar. Uebrigens hat in ihrem peripherischen Abschnitt die partielle Obliteration bereits begonnen.

Die Innenfläche der vorderen Wand des Vorderhirns lässt eine mediane breite Erhebung M und je eine laterale breite Senke λ erkennen. Auf die Senke folgt lateralwärts wieder eine Erhebung, die ich als N

1) Bezüglich der Nomenklatur verweise ich auf meine Abhandlung in den Verh. d. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 1904, 26. November.

bezeichne. Im Bereich der medianen Erhebung ist der Boden sehr dünn (28 μ). An der Aussenfläche entspricht der Erhebung *M* ein breites Thal *M'*, an das sich rechts und links eine Erhebung λ' anschliesst. Die Erhebung *M* ist an Stelle der p. 253 erwähnten Fossa mediana interoptica interna getreten. Der Erhebung *N* entspricht die Furche *N'*. Eine dünne Substanzbrücke ϱ' erstreckt sich quer vorn (in der Figur oben) durch das Thal *M'*. Auf den folgenden, d. h. der Scheitelkrümmung näher gelegenen Schnitten wird die Brücke rasch breiter und füllt sehr bald *M'* ganz aus. Die Erhebung *M* löst sich dann von ϱ' los, so dass sie frei im Ventrikellumen erscheint. Im folgenden Schnitt verschwindet sie; die vordere Ventrikelwand wird jetzt von ϱ' gebildet, welches sehr leicht nach aussen concav erscheint. Die plastische Reconstruction und der Vergleich mit späteren Stadien ergiebt, dass es sich bei der Nische zwischen ϱ' und *M* um die Stelle handelt, in welche sich weiterhin das Chiasma einwölbt. Die Nische der Innenfläche, welche die folgenden Schnitte ergeben, deute ich als Recessus praeopticus. Das durch die Furchen bezw. Erhebungen *M*, *M'*, *N*, *N'*, λ und λ' gegebenen Bodenrelief lässt sich bis auf das Stadium 42 zurückverfolgen. Da es in ähnlicher Weise in der ganzen Säugethierreihe wiederkehrt, dürfte es zweckmässig sein, feste Bezeichnungen einzuführen. Ich schlage vor, *N* als Torus angularis, *N'* als Sulcus angularis, *M'* als Fossa mediana interoptica externa, *M* als Torus interopticus medianus zu bezeichnen; für λ und λ' scheinen mir Bezeichnungen vorläufig nicht erforderlich. Die His'sche Nomenklatur (Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns, p. 689 ff.) scheint mir weniger zweckmässig. Der Torus interopticus medianus scheint zum Theil dem Crus metarhinicum corporis striati von His und dem Torus transversus von Kupffer zu entsprechen. Die Erhebung λ' könnte vielleicht als Basilarleiste im Sinne von His[1]) gedeutet werden.

Die hintere Wand zeigt die von His als Wurzelkonus beschriebene Hervorragung (l. c. p. 690 und Fig. 15) mit Wurzelfurche bezw. Wurzelgang. Der tiefe Einschnitt *O'* zwischen der Seitenwand des Zwischenhirns und dem Wurzelkonus verliert sich auf den folgenden Schnitten nur sehr langsam. Schliesslich läuft er in einer noch zu beschreibenden Weise nahe der Mittellinie an der Seite des Tuber aus. Es handelt sich um die unbezeichnete Aussenfurche der Figg. 17 und 28 der citirten His'schen Abhandlung. Ich bezeichne sie als Sulcus vespalis. Jedenfalls zerfällt der Bodenraum so in eine hintere Bodenbucht, 2 Seitenbuchten und eine vordere Bodenbucht. Die hintere Bodenbucht zeigt jederseits die „seitliche Bodenfurche" (Sulcus lateralis fundi ventriculi tertii).

Die Hypophysentasche besteht aus 2 hohlen Lappen, einem grösseren vorderen und einem kleineren hinteren. Der Stiel der Hypophysentasche inserirt sich endständig. Von dem Infundibularfortsatz ist zunächst noch nichts sichtbar. Verfolgt man die Serie weiter, so verschwindet der hintere Taschenlappen, und an seiner Stelle findet man fast unmittelbar danach die Spitze des Processus infundibularis. Bald danach tritt im Processus infundibularis ein Lumen auf. Der vordere Taschenlappen liegt nunmehr in der Fossa hypophyseos zwischen Hinterbucht (Recessus postopticus) und Recessus infundibularis. **Fig. 36** (Taf. XLIII) erläutert dies Verhältniss. Die bekannte seitliche Umklammerung des Processus infundibularis durch den vorderen Taschenlappen ist bereits deutlich zu erkennen. **Fig. 37** und **38** (Taf. XLIII) stellen die weiteren Vorgänge dar. Der Schnitt der Fig. 37 liegt bereits eben oberhalb des vorderen Taschenlappens, unmittelbar unter dem Dach der Fossa hypophyseos. Dann erfolgt die Verschmelzung des Processus infundibularis mit der Hinterbucht, und schliesslich, auf Fig. 38, mündet das Lumen des Recessus infundibularis in die Hinterbucht ein. So kommt das oft abgebildete, aber nicht stets richtig gedeutete dreizipflige Lumen im Infundibularbereich des Bodens des dritten Ventrikels zu Stande.

---

1) Vergl. z. B. Die Formentwickelung des menschl. Vorderhirns. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. XV, p. 685.

Die Verhältnisse des Zwischenhirns auf Fig. 37 und 38 sind im Uebrigen ohne Weiteres verständlich. Der Sulcus vespalis (*O'*) ist noch vorhanden, aber seichter. Die Wurzelfurche des Augenblasenstiels ist noch vorhanden, ebenso ist der Torus angularis noch sichtbar.

Inzwischen ist auch das Vorderhirn in grösserem Umfang sichtbar geworden. Auf Fig. 36 ist bereits der Sulcus hemisphaericus zu sehen. Die Sichelspalte schneidet tief ein und zeigt die bekannte Lanzenspitzenform. Nach His würde der Seitenausläufer der Sichelspalte als Fissura prima zu bezeichnen sein. Ich glaube in der That, dass es zweckmässig ist, diese Bezeichnung festzuhalten. Von einem Kunstproduct kann keine Rede sein. An der Basalfläche läuft die Fissura prima in einen seichten Querast aus, welcher der Fissura mesorhinica von His [1]) entsprechen dürfte. Auf Fig. 37 ist der Grund dieses Querastes getroffen, so dass durch diesen Grund der Riechventrikel von dem Seitenventrikel geschieden wird. Man kann den Querast auch als Schnürfurche des Lobus olfactorius (ant.) auffassen. Die Fissura rhinalis lateralis schneidet um diese Zeit noch nicht auf die Medialfläche durch. Später erfolgt dies Durchschneiden, und dann mündet, wie ich schon jetzt bemerken will, die Fissura rhinalis lateralis mit ihrem medialen Endstück in die Fissura prima ein. Ich betrachte also diese Verbindung als secundär. Die seichte Delle im lateralen Umriss auf Fig. 37 ist wahrscheinlich die Fissura rhinalis lateralis; sie liegt ziemlich genau der Fissura prima gegenüber. Links ist auf Fig. 38 noch eben der Grund des basalen Querastes der Fissura prima getroffen. Der Wulst, welcher auf der Ventricularfläche der Fissura prima entspricht und, soviel ich sehe, von His ohne Namen gelassen worden ist, wird am besten als Eminentia prima bezeichnet. Der Rhinalwulst (vergl. p. 249 und 254) ist sehr schwach ausgeprägt. Sehr bemerkenswerth sind zwei weitere Vorwölbungen des Ventrikelcontours im Hemisphärenhirn. Die eine gehört der Medialwand an und soll provisorisch mit *G* oder als Eminentia praechorioidea bezeichnet werden; der äussere Contour zeigt, wenigstens soweit der Randschleier in Betracht kommt, keine entsprechende Delle. Viel erheblicher ist die Vorwölbung im Bereich der Hinterwand; ich bezeichne sie als *H* und hebe hervor, dass der äussere Contour unverkennbar eine entsprechende Delle *H'* zeigt. Die Fissura prima ist auf Fig. 38 rechterseits bereits sehr seicht geworden.

Fig. 39 (Taf. XLIII) zeigt einen etwas höher gelegenen Schnitt im Bereich des primitiven Foramen Monroi. Die Fissura rhinalis ist kaum mehr zu erkennen. Der Rhinalwulst hat sich ausgeglichen, statt seiner zeigt die Lateralwand des Hemisphärenventrikels eine mächtige Vorwölbung, welche ich mit *K* bezeichnen will. Hinter der Vorwölbung folgt noch eine kleinere, welche ich als *J* bezeichne. Dann folgt die mächtige Vorwölbung der Hinterwand, welche als *H* bezeichnet wurde. Auf der Aussenfläche entspricht der Vorwölbung *H* der Sulcus hemisphaericus, während den Vorwölbungen *K* und *J* keine Aussenfurchen entsprechen. Die mediale Grenze der Vorwölbung *H* ist noch immer durch die Wurzelfurche der Augenblase gegeben. Die Fissura prima ist sehr seicht, aber noch erkennbar. Die Vorwölbung *G*, welche ich, wie oben erwähnt, als Eminentia praechorioidea bezeichnen will, ist fast spurlos verschwunden. Der mesodermale Sichelfortsatz reicht nicht ganz bis zum Grund der Sichelspalte. Die Wanddicke im Grund der letzteren beträgt 62 μ. Die Seitenwand des Zwischenhirns entspricht dem späteren Hypothalamus. Der Processus infundibularis ist ganz im Boden des Zwischenhirns aufgegangen; dieser erscheint daher nicht mehr dreizipflig, sondern stellt eine leicht concav eingebogene Platte dar. Der Sulcus vespalis ist noch deutlich zu sehen, und zwar unterhalb und medial vom Sulcus hemisphaericus.

Ueber die Deutung der einzelnen Vorwölbungen kann kaum ein Zweifel sein. Speciell ist *H* zweifellos als Stiel des Streifenhügels bezw. Crus metarhinicum (zum Theil auch mesorhinicum) im Sinne von His

---

1) Ich verweise namentlich auf: Die Entwickelung des menschl. Gehirns etc., 1904, p. 76 ff.; Die Formentwickelung des menschl. Vorderhirns etc., 1889, p. 715; Die anatomische Nomenklatur etc., 1895, p. 176.

aufzufassen. Die Vorwölbung *K* hängt mit dem Rhinalwulst continuirlich zusammen. Da sie später mit dem Streifenhügel verschmilzt, kann sie auch als Pars lateralis des letzteren bezeichnet werden. *H* wäre in demselben Sinne als Pars medialis corporis striati zu bezeichnen. Den Rhinalwulst fasse ich nicht etwa als Crus epirhinicum des Streifenhügels auf, sondern als eine der Fissura rhinalis lateralis entsprechende Vorwölbung, welche mit dem Streifenhügel s. str. ursprünglich nichts zu thun hat und erst später mit ihm verschmilzt.

Die nunmehr folgenden höchst merkwürdigen Beziehungen zwischen Zwischenhirn und Hemisphärenhirn in der Decke des Foramen Monroi verdienen eine sehr eingehende Besprechung. Ich beginne diese mit einem sehr viel höheren, auf **Fig. 40** (Taf. XLIII) abgebildeten Schnitt, werde zuerst diesen erläutern und hierauf die Zwischenschnitte besprechen, bis ich rückschreitend wieder bei dem auf Fig. 39 abgebildeten Schnitt angelangt bin. Nur so lassen sich die sehr schwierigen topographischen Verhältnisse in verständlicher Weise beschreiben.

Auf Fig. 40 sind die Hemisphären bereits vom Zwischenhirn geschieden. Der Boden des Zwischenhirns ist zerrissen. Es scheint sich um eine tiefe Rinne zu handeln, der eine vorspringende Medianfalte auf dem Ventrikelboden entspricht. Der hypothalamische Wulst springt weit vor. An der Aussenfläche entspricht ihm nur eine sehr seichte Delle (Rest des S. vespalis). Die tiefe spitzwinklige Furche an der Seitenfläche des Zwischenhirns ist bei allen Säugern vorhanden und meist als Sulcus Monroi bezeichnet worden. Sie hat mit der Wurzelfurche der Augenblase gar nichts zu thun. Diese liegt vielmehr jetzt erheblich weiter medialwärts unterhalb der genannten Seitenfurche. Von manchen Autoren ist die Seitenfurche als Sulcus limitans bezeichnet worden, weil angenommen wurde, dass sie caudalwärts in den Sulcus limitans des Rautenhirns übergehe. Da sich auch dies nicht als richtig erweisen wird und die Bezeichnung Sulcus Monroi vielfach verwechselt worden ist[1]), bezeichne ich sie auch einfach als Sulcus lateralis superior ventriculi tertii. Die Wurzelfurche der Augenblase lässt sich noch einige Schnitte weiter seicht auslaufend verfolgen. Die Seitenfurche der Basis ist der schon erwähnte Sulcus lateralis fundi ventriculi tertii (vergl. p. 255). Ich werde sie öfters auch kurz als Sulcus lateralis inferior bezeichnen. Sie lässt sich rückwärts bis zu dem auf Fig. 39 abgebildeten Schnitt verfolgen.

Das Dach des Zwischenhirns ist in seinem medianen Gebiet stark verdünnt und zeigt zwei schlingenähnliche hohe Ausbuchtungen und zwischen denselben eine tiefe Einsenkung. Die Schlinge ist beiderseits gegen den lateralen Abschnitt des Zwischenhirndaches durch eine Furche, welche ich als Sulcus fastigialis bezeichne, abgegrenzt. Die Einsenkung enthält noch keine Gefässschlingen, entspricht aber doch dem Gebiet, in welches späterhin der Plexus chorioideus ventriculi tertii eindringt. Denkt man sich die Einsenkung weg, so erhält man statt der beiden Schlingen eine unpaare Erhebung, welche wenigstens **theilweise** der Paraphysenanlage der früheren Stadien zu entsprechen scheint.

Die Hemisphäre zeigt an ihrer Medialfläche zwei charakteristische Einsenkungen zu beiden Seiten einer hohen Erhebung. Die vordere und zugleich medialere Einsenkung bezeichne ich als *W'*, die hintere und zugleich lateralere als *V'* (die entsprechenden Erhebungen der Innenfläche also als *W* und *V*). Die mittlere Erhebung bezeichne ich als φ', die vordere als ψ', die hintere als χ'.

Verfolgt man nun die Serie nochmals rückwärts in oraler Richtung, d. h. wieder in der Richtung auf Fig. 39 hin, so sieht man zuerst die beiden Schleifen und die Einsenkung des Zwischenhirndaches rasch an Höhe resp. Tiefe abnehmen. Unmittelbar danach erheben sich aus dem Zwischenhirndach beiderseits je **zwei** neue Schleifen, jederseits eine obere und eine untere; ich bezeichne die obere als *T* und die untere als *U*. Die beiderseitigen oberen Schleifen divergiren unter spitzem Winkel; **Fig. 41** (Taf. XLIV)

1) Dasselbe bemerkt Groenberg, l. c. p. 362.

stellt dieses Verhalten dar. Der Sulcus Monroi ist hier etwas tiefer. Als Sulcus lateralis fundi ventr. tert. ist die basalste Seitenfurche aufzufassen, wie die Verfolgung der Serie zwischen Fig. 40 und 41 lehrt; die seitliche Kerbe im unteren Wandabschnitt wird später besprochen werden. Die dreizipflige Gestaltung des Bodenabschnittes hat natürlich mit der oben p. 255 besprochenen nichts zu thun. Vielmehr war auf den Zwischenschnitten der Boden glatt concav eingebogen, und erst jetzt stellt sich neuerdings wieder die dreizipflige Bodengestaltung ein, um, wie bereits berichtet, caudalwärts, z. B. schon in der Gegend von Fig. 40 in jene Rinne mit Bodenleiste überzugehen. Die spitzwinklige Furche zwischen den beiden oberen Schleifen liegt in der Fortsetzung der Sichelfurche; hier erfolgt später die Einstülpung des Plexus chorioideus ventriculi tertii.

Auf den folgenden, d. h. Fig. 41 näheren Schnitten kommt nun die Verbindung des Zwischenhirns mit dem Hemisphärenhirn in folgender Weise zu Stande. Die Zwischenhirnwand in der Umgebung des Sulcus lateralis superior verschmilzt mit der Vorwölbung χ. Die untere Schleife U verschmilzt mit der Nische V', die obere Schleife T mit dem unteren (und zugleich hinteren) Abschnitt der Erhebung φ'. Weiterhin öffnet sich erst die obere und dann auch die untere Schleife in den Seitenventrikel. Den ersteren Augenblick stellt **Fig. 42** (Taf. XLIV) dar. Wie sich sofort aus der Figur ergiebt, verschmilzt die obere (zugleich vordere) Wand der Schleife T mit der Erhebung φ' und zum Theil noch mit dem Boden der Einsenkung W'. Mit anderen Worten endet die Einsenkung W' hier blind. Statt ihrer findet sich eine nur seicht, aber ziemlich spitz einschneidende Furche, deren vordere Wand noch der Einsenkung W' angehört, deren hintere Wand aber von der Schleife T gebildet wird. Diese Furche ist mit der Fissura prima identisch. Da nun die Einsenkung W' jedenfalls als Fissura hippocampi aufzufassen ist, so kann man das Ergebniss auch dahin formuliren, dass die Fissura hippocampi (W') mit der Fissura prima zusammenstösst. Mit dem Wulst G hat der Ammonswulst nichts zu thun. Der Wulst G reicht nicht so weit nach hinten und liegt überdies der Schlussplatte viel näher.

Der weitere Verlauf gestaltet sich nunmehr sehr einfach. Auch die Schleife U bricht in den Ventrikel der Hemisphäre durch. Der oberhalb des Sulcus lateralis superior schnabelförmig vorspringende seitliche Rest des Zwischenhirndaches schrumpft mehr und mehr zusammen, womit zugleich der Sulcus lateralis superior selbst verschwindet. Die obere Wand der Schleife U und die untere Wand der Schleife T bilden nach dem Durchbruch der beiden Schleifen in den Seitenventrikel zusammen eine geschlossene Tasche, welche frei in das primitive Foramen Monroi hereinragt und dann verschwindet. **Fig. 43** (Taf. XLIV) stellt ein Uebergangsbild dar. Denkt man sich die Tasche weg und den Schnabelwulst noch mehr verkümmert, so haben wir im Wesentlichen das Bild der Fig. 39 und sind damit zu unserem Ausgangspunkt zurückgekehrt. Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass $U + T$ dem Foramen Monroi entsprechen, und dass ihre Trennung dadurch zu Stande kommt, dass in der Decke des Foramen Monroi sich Mesodermgewebe taschenförmig einzustülpen beginnt (vergl. p. 261).

Wir verfolgen nunmehr die Serie, von Fig. 40 ausgehend, wieder in der anfänglichen Richtung, also caudalwärts. Zuerst verschwindet die Einsenkung V'. Die Einsenkung W' (Fissura hippocampi) ist fast bis zum Verschwinden der Hemisphäre zu erkennen. Die Zwischenhirndecke bleibt dünn. Die mediane für den Plexus bestimmte Einsenkung verschwindet fast ganz, und so kommt das auf **Fig. 44** (Taf. XLIV) wiedergegebene Bild zu Stande. Der Sulcus fastigialis grenzt den verdünnten Theil des Zwischenhirndaches beiderseits ab. Der Sulcus lateralis superior s. Monroi stellt sich jetzt als eine breite Ausbauchung dar. Der untere Theil des Lumens ist sehr verengt und gehört bereits dem Mittelhirn an. Der Sulcus lateralis fundi ventr. tertii und, noch vor ihm, die mediane Bodenrinne sind verschwunden. Der häutige mediane Theil des Zwischenhirndaches stellt eine zwischen den beiden Sulci fastigiales sich erhebende Leiste dar und zeigt eine seichte

mediane Furche, welche als Sulcus medianus tecti diencephali (externus) bezeichnet werden mag; offenbar handelt es sich um eine Fortsetzung der Einstülpungsfurche des Plex. chor. ventr. tertii.

Fig. 45 (Taf. XLIV) zeigt sehr wesentliche Umgestaltungen. Die mediane Leiste des Zwischenhirndaches ist mitsammt den Sulci fastigiales verschwunden. Die Wanddicke hat im medianen Abschnitt des Dachgebietes stark zugenommen. Der Sulcus medianus tecti kehrt wieder, aber jetzt in Gestalt einer tiefen, gegen das Lumen einspringenden Einsenkung. Das Lumen selbst zerfällt durch einen breiten Vorsprung der beiden Seitenwände in einen vorderen engeren und einen weiteren hinteren Theil. Ich deute ersteren als den hintersten Abschnitt des Zwischenhirns, letzteren als das Mittelhirn. Beide sind noch durch einen schmalen Kanal verbunden. Der Vorsprung der Seitenwand hat sich in der Mulde des Sulcus lateralis superior, welcher zuletzt fast zweikantig erschien, entwickelt.

Auf **Fig. 46** (Taf. XLV) ist das Mittelhirnlumen von dem Zwischenhirnlumen bereits getrennt. Der Sulcus medianus tecti diencephali ist verschwunden. An der Aussenfläche der Seitenwand ist die Fossa mesodiencephalica zu erkennen. Der Sulcus lateralis superior diencephali hat seit Fig. 45 dem Sulcus lateralis internus mesencephali Platz gemacht (vergl. p. 244). Letzterer erscheint auf Fig. 46 deutlich zweikantig (namentlich links). Epiphyse und hintere Commissur sind nicht scharf abzugrenzen.

Auf den folgenden Schnitten löst sich das Zwischenhirn ganz vom Mittelhirn ab und verschwindet dann vollständig. Auf **Fig. 47** und **48** kann man die allmähliche Formumwandlung des Mittelhirnlumens verfolgen. Speciell ist das breite Dachdivertikel auf Fig. 48 bemerkenswerth. Auf Fig. 47 ist der mittlere Schädelbalken noch getroffen, auf Fig. 48 ist er im Verschwinden begriffen. Auf **Fig. 49** ist die basale Masse oberhalb der Sattelbucht an Stelle des mittleren Schädelbalkens getreten. Hinter ihr (in der Figur unter ihr) liegt der hinterste Mittelhirnabschnitt, welcher erst auf **Fig. 50** mit dem vorderen Mittelhirnabschnitt breit communicirt. Eine höchst auffällige Mediannische, welche sich caudalwärts an das Dachdivertikel anschliesst, ergiebt sich aus **Fig. 51**. Bei *Anguis fragilis* findet sich eine einigermaassen ähnliche Nische (vergl. v. KUPFFER, l. c., Fig. 262).

Die Deutung der eben besprochene Theile hat mir anfänglich die grösste Schwierigkeit bereitet, zumal einige Schnitte der Serie nicht völlig intact waren. Ich muss also bitten, die obige Darstellung als einen ersten Deutungsversuch zu betrachten. Das vordere Dachdivertikel des Mittelhirns erinnert einigermaassen, wie ich vorgreifend schon jetzt bemerke, an den sich auffällig scharf absetzenden kleineren vorderen Mittelhirnabschnitt von *Coluber natrix* [vergl. v. KUPFFER, Fig. 245 [1])]. Ausgeschlossen ist selbstverständlich, dass es sich dabei etwa um eine Scheidung des vorderen und hinteren Vierhügelpaares handelt. Diese vollzieht sich erst viel später und an ganz anderer Stelle.

Ich wende mich nunmehr zur Besprechung des Hinterhirns, dessen Verhältnisse auch nicht ganz einfach liegen. Auf Fig. 38 ist der geschlossene Theil des Myelencephalons getroffen. Auf Fig. 42 beginnt bereits die Verdünnung im Bereich der Seitenwand, namentlich rechts. Hier ist auch schon ein bestimmtes Relief des Rautenbodens, der natürlich entsprechend der Brückenbeuge doppelt getroffen erscheint, gut zu erkennen. Die Deutung des Reliefs bietet grosse Schwierigkeiten. Speciell möchte ich nicht ohne Weiteres die stumpfwinklige Furche, welche im seitlichsten Theil der oberen Schnitthälfte liegt, als Sulcus limitans gelten lassen. Ich bezweifle überhaupt vorläufig, dass eine durchgehende und einheitliche Furche im Sinne des HIS'schen Sulcus limitans, welche fast schematisch eine bestimmte Zone im ganzen Hinterhirn und sogar darüber hinaus abgrenzen soll, wirklich existirt [2]). Ich will also vorsichtshalber von

1) HERRICK'S Abbildung (Journ. comp. Neurol., Vol. II, Pl. XVII, Fig. 6 *Eutaenia*) zeigt die Abtrennung eines kleineren hinteren Abschnittes.

2) Vergl. auch meine Bemerkungen, Handb. d. Anat., p. 434.

einem Sulcus limitans anterior sprechen und lasse dahingestellt, in welcher Beziehung er zu dem Sulcus limitans s. str. (s. posterior) im hinteren Theil der Rautengrube steht. Die Furche im äussersten Seitenwinkel lateral vom Sulcus limitans ist wohl sicher als innere Lippenfurche (His) zu deuten. Die äussere Lippenfurche ist nur schwach angedeutet. Die Anschwellung oberhalb der inneren Lippenfurche bezeichne ich als Tuber labiale.

Fig. 44 zeigt, abgesehen von der stärkeren Entwickelung des Plexus chorioideus, noch fast ganz dieselben Verhältnisse. Nur ist die Furche, deren Deutung als Sulcus limitans soeben besprochen wurde, fast verstrichen. Bemerkenswerth ist, dass im hinteren Rautengrubenabschnitt, welcher auf der Figur im Schnitt unten erscheint, das verdünnte Tegmen myelencephali sich fast unvermittelt — auch ohne Tuber labiale — an das Massiv der Flügelplatte ansetzt. Eine seichte Delle des hinteren (unteren) Abschnittes entzieht sich einer sicheren Deutung. Die innere Lippenfurche, welche auf den vorhergehenden Schnitten fast rechtwinklig war, wird jetzt stumpfwinklig, da der Flügelwulst mehr und mehr aus der steil aufgerichteten Stellung in eine wagrechte übergeht.

Auf Fig. 47 ist bereits das Tegmen mylencephali in voller Ausdehnung zu sehen. Die treppenartige Abstufung des Rautenbodens gegen die Mediallinie hin wird nur verständlich, wenn man berücksichtigt, dass der Rautenboden hier ganz schräg getroffen ist. Der Sulcus medianus rhombi ist stark verbreitert. Auf ihn folgen jederseits noch 3 Furchen (ausser der inneren Lippenfurche). Die äußere Lippenfurche ist sehr deutlich. Etwa im Bereich von Fig. 50 ist die Bildung des Plexus auf dem Maximum angelangt. Ein medianer Plexus fehlt vollständig. Der rechte und der linke laterale Plexus stehen in keinerlei Verbindung. Sie bleiben stets durch eine mediane, nicht eingestülpte Partie des Tegmen myelencephali getrennt. Streckenweise springt das nicht eingestülpte Mittelgebiet zwischen dem rechten und linken Einstülpungsgebiet fast konisch vor. Auf Fig. 49 trifft der Schnitt bereits den dorsalen Grund der Plica rhombomesencephalica. Der Substanzstreifen unterhalb derselben ist bereits die Kleinhirnlamelle. Der auf Fig. 50 abgebildete Schnitt liegt oberhalb des Grundes der Plica rhombomesencephalica, daher erscheint die Kleinhirnlamelle bereits ausser Verbindung mit dem Mittelhirn.

Die Kleinhirnlamelle selbst zeigt auf der Ventrikelfläche einen tiefen Sulcus medianus internus. In den Seitentheilen erscheint sie fast völlig plan. Histologisch ist gegenüber dem letztbesprochenen Stadium kaum ein Fortschritt zu bemerken[1]).

Die Trochleariskreuzung ist sehr gut zu erkennen. Sie liegt im vorderen Theil des Grundes der Plica rhombomesencephalica. Auch die übrigen Hirnnerven lassen sich bereits sämmtlich nachweisen, immerhin doch nicht so sicher, dass beispielsweise eine zuverlässige Zählung der Wurzelbündel der einzelnen Nerven möglich wäre.

Embryo 45.

Ich beginne mit der Beschreibung des Mittelhirns und des Zwischenhirns. Die Fossa mesodiencephalica ist sehr flach. Die Epiphyse bildet ein weites, aber niedriges Divertikel, welches gegen das epitheliale Zwischenhirndach nach vorn schärfer abgesetzt ist als gegen die Fossa mesodiencephalica nach hinten. Die Commissura posterior ist jetzt mächtig entwickelt. Sie liegt in der Fossa mesodiencephalica. Eine vordere Kammer — wie in dem letzten Stadium — ist im Mittelhirn auf der Aussenfläche nur angedeutet. Auf der Innenfläche ist eine Kammerung durch einen halbringförmigen Querwulst markirt. Die grösste Breite des Mittelhirnlumens beträgt 870 μ. Die Commissura superior ist noch nicht zu erkennen.

---

1) Auf die histologischen Verhältnisse der übrigen Hirntheile gehe ich erst bei Besprechung des nächsten Stadiums ein.

Das Zwischenhirn zeigt vorn einen tiefen Sulcus medianus tecti diencephali (externus) und einen breit abgerundeten Sulcus lateralis superior (s. Monroi). **Fig. 52** (Taf. XLVI) stellt einen Schnitt dar, welcher bereits den mittleren Schädelbalken unterhalb des Aquäducts getroffen hat. Das Zwischenhirn hat sich bereits wesentlich umgestaltet. Die enge, in der Figur unten gelegene Furche des Ventrikels entspricht der medianen Bodenfurche des Mittelhirns. Sie geht ganz continuirlich in diese und weiterhin in den Sulcus medianus rhombi über. Die seitliche Furche des Zwischenhirns ist der Sulcus lateralis superior diencephali (s. Monroi). Auf den vorhergehenden Schnitten konnte man streckenweise an seiner Stelle zwei Furchen nachweisen, welche durch eine in das Lumen leicht vorspringende Erhebung getrennt waren. Der Sulcus medianus tecti diencephali externus ist auf Fig. 52 bereits verschwunden. Vielmehr erhebt sich jetzt nur eine mediane Leiste, die rechts und links vom Sulcus fastigialis begrenzt wird. Etwas verwickelter gestalten sich die Beziehungen des Zwischenhirndaches zum Hemisphärenhirn. Die folgende Erläuterung bezieht sich speciell auf die rechte Seite der Figur. Mesodermgewebe trennt das Hemisphärenhirn noch vollständig vom Zwischenhirn; nur an einer Stelle wird eben die Verbindung hergestellt. Das Mesodermgebiet entspricht dem Sulcus hemisphaericus. Der laterale Fortsatz des Zwischenhirnlumens ist nichts anderes als das eben von der medialen Seite angeschnittene Foramen Monroi. Im Bereich des Sulcus hemisphaericus ist die mediale Hemisphärenwand verdünnt und taschenartig in das Hemisphärenlumen eingestülpt. Diese Tasche entspricht dem Plexus chorioideus ventriculi lateralis. Sie öffnet sich also in den Sulcus hemisphaericus (und zwar in seine laterale Wand) in der Decke des Foramen Monroi und communicirt sowohl mit der Sichelspalte wie mit dem hinten absteigenden, zwischen Zwischenhirn und Hemisphärenhirn gelegenen Abschnitt des Sulcus hemisphaericus. Nach abwärts ragt sie in das Foramen Monroi und eben auch noch in den Seitenventrikel hinein. **Fig. 53** und **54** (Taf. XLVI) erläutern diese Verhältnisse. Der auf Fig. 53 abgebildete Schnitt ist nur um zwei Schnitte weiter basalwärts gelegen. Hier ist das Zwischenhirndach bereits mit der medialen vorderen Hemisphärenwand in Verbindung getreten, und die Seitenfläche des Zwischenhirns biegt in die mediale hintere Hemisphärenwand um. Die Plexustasche hängt noch mit der vorderen und hinteren Wand des Foramen Monroi zusammen. Erst auf Fig. 54 ist die Loslösung vollzogen. Vergleicht man dies Verhalten mit demjenigen, wie es auf p. 258 für das vorhergehende Stadium geschildert wurde, so leuchtet die Uebereinstimmung ein. Eine Weiterentwickelung hat namentlich insofern stattgefunden, als sich der Eingang zur Plexustasche jetzt in sagittaler Richtung nicht unwesentlich erweitert hat.

Auffällig ist die geringe Ausprägung der Fissura hippocampi und des Ammonswulstes, namentlich im Vergleich zu Embryo 44. Man wird nicht umhin können, anzunehmen, dass hier individuelle Verschiedenheiten eine Rolle spielen. Viel besser ist die Fissura prima ausgeprägt. Sie markirte sich schon auf Fig. 52 sehr scharf. Das Maximum der Ausbildung wird erst auf Schnitten erreicht, die jenseits des in Fig. 54 abgebildeten liegen.

Der Boden des Zwischenhirns zeigt in der Mamillarregion die bereits vom vorigen Stadium bekannte Gestalt. Freilich lässt sich die Homologisirung der Boden- und Seitenfurchen im Einzelnen nur schwer durchführen. Auf Fig. 52 ist unterhalb des Sulcus lateralis superior die Wurzelfurche des Augenblasenstiels noch kaum angedeutet. Erst jenseits Fig. 54 hebt sie sich schärfer ab. Dadurch, dass sie zum Theil in die Mulde des Sulcus lateralis superior fällt, lässt sie sich von diesem nur schwer trennen. Der Sulcus lateralis inferior oder Sulcus lateralis fundi ventriculi tertii (vergl. p. 258) ist auf Fig. 54 sehr deutlich zu sehen. Er senkt sich, wenn man ihn von Fig. 54 aus weiter verfolgt, mehr und mehr basalwärts; zugleich schneidet er immer schärfer ein. Schliesslich geht er direct in die seitliche Bodenfurche der Infundibularregion über[1]).

Die Seitenwand der Hemisphäre lässt schon auf Fig. 54 eine leichte, in das Lumen vorspringende

1) Die Beziehung zu der p. 258 erwähnten seitlichen Kerbe vermag ich nicht sicher aufzuklären.

Erhebung erkennen. Ich fasse dieselbe als Pars lateralis corporis striati auf. Die Fissura rhinalis lateralis ist auf Fig. 54 noch kaum angedeutet.

Aus den folgenden Schnitten der Serie hebe ich bezüglich des Vorderhirns nur einige wichtigere Thatsachen hervor. Zunächst sei mit einigen Worten der Hypophyse gedacht. Der Recessus infundibuli zweigt sich sich vom 3. Ventrikel in derselben Weise wie in dem vorhergehenden Stadium ab. Auch die Umklammerung durch die Hypophysentasche vollzieht sich ganz ähnlich. Die grösste transversale Breite der letzteren beträgt 400 μ (incl. Wand), diejenige des Recessus infundibuli (ebenfalls incl. Wand) 135 μ. Der Sulcus Monroi läuft etwas oberhalb der Wurzelfurche der Augenblasen aus. Die Entwickelung der Hemisphären ist, wie oben bereits angedeutet, gegenüber dem letztbesprochenen Stadium geradezu rückständig. Nur in einer Beziehung ist ein Fortschritt unverkennbar. In den basalsten Abschnitten der Hemisphären ist es zwischen den beiderseitigen medialen Wänden vor der Lamina terminalis zu einer Verwachsung gekommen, der Concrescentia primitiva GROENBERG's (Massa commissuralis von ZUCKERKANDL). Auf dem letzten Stadium war diese Verwachsung nur eben erst angedeutet. Auf dem jetzigen Stadium kann ich sie mit Sicherheit bereits über 14 Schnitte (140 μ) verfolgen. Das nächste Stadium wird Gelegenheit zu eingehender Erörterung dieses Vorganges geben.

Ich wende mich nunmehr zur Besprechung des Hinterhirns. Da die Veränderungen gegenüber dem letzten Stadium nicht sehr erheblich sind, genügen einige wenige Bemerkungen. Die Kleinhirnplatte zeigt, abgesehen von einem tiefen Sulcus medianus internus, keine wesentliche Furchung. Das Tegmen myelencephali zeigt insofern einen Entwickelungsfortschritt, als die Einstülpung des Plexus lateralis, welche sich in dem vorigen Stadium rechts und links getrennt vollzog, nun so weit gegen die Medianebene vorgeschritten ist, dass die Einstülpungstaschen in der Medianebene verschmelzen. Die supraplexoidale Kuppel (s. oben), welche hierdurch streckenweise vom Hauptraume des Ventrikels abgeschnürt erscheint, ist noch sehr mächtig. Das Relief des Rautenbodens ist noch etwa dasselbe geblieben. In den caudalen Ebenen ist eine Furche kaum angedeutet (vergl. Fig. 53), ebenso in den proximalsten Ebenen. Auf den Zwischenschnitten findet sich ein etwas complicirtes Relief, auf welches ich im nächsten Stadium näher eingehe. Die Rautenlippen sind nur sehr schwach entwickelt. Die Ventralfläche zeigt sich im Bereich der Medianebene allenthalben flach concav ausgeschweift.

Die histologische Untersuchung der Grosshirnhemisphären ergiebt Folgendes: Die Membrana limitans interna und externa sind wesentlich schärfer ausgeprägt als auf den vorausgegangenen Stadien. Die erstere erscheint streckenweise fein gezähnelt. Cilien sind nicht sicher zu erkennen. Die Wandmasse selbst zerfällt in zwei Hauptschichten, eine kernreiche innere (Innenplatte) und eine sehr kernarme äussere. Die Dicke der ersteren beträgt beispielsweise im Bereich der Seitenwand im Mittel etwa 63 μ, diejenige der letzteren im Mittel etwa 22 μ. Gegenüber Embryo 43 (vergl. p. 253) fällt namentlich die starke Dickenzunahme der äusseren kernarmen Schicht auf. Die Dickenmaasse sind nicht sehr erheblichen Schwankungen unterworfen, nur in der Umgebung der Plexustasche, also in der medialen Hemisphärenwand, findet sich eine weit ausgebreitete Verdünnung. Eine Säulenschicht ist noch zu erkennen. In der Säulenschicht sind noch Keimzellen eingelagert, welche sich im Zustand der Mitose befinden. Sieht man von den Keimzellen ab, so kann man sagen, dass die übrigen Kerne der inneren Schicht in 8—9 zum Theil eng mit einander verschränkten Reihen angeordnet sind. Die Kerne sind grösstentheils langoval, mitunter an dem einen Ende, und zwar dann meistens an dem ventriculären, etwas zugespitzt. Der längere Durchmesser beträgt meistens 9—11 μ, ausnahmsweise bis zu 13 μ und steht senkrecht zur Oberfläche; der kürzere Durchmesser schwankt um 5—6 μ. Vereinzelt finden sich auch rundliche Kerne (Durchmesser 6—7 μ). Ich glaube, mich überzeugt zu haben, dass es sich bei diesen Elementen nicht etwa nur um Schnitte tangential gelagerter oblonger

Elemente, sondern wirklich auch um rundliche Formen handelt. Ein grösserer Nucleolus ist noch nirgends zu finden. In einzelnen Kernen finde ich über 15 Chromatinkörperchen. Durchschnittlich beträgt ihre Zahl etwa 8—10. Sie sind durch kein deutliches Netz verbunden. Ihre Vertheilung scheint ganz regellos. Die Kernmembran ist meistens sehr stark ausgebildet. Von einem Zellleib sind kaum Spuren hier und da angedeutet. Höchst auffällig sind einige etwa wurst- oder bandförmige schmale Kerne, welche bis zu doppelt so lang sind als die übrigen Kerne und durch ihren Chromatinreichthum auffallen. Einzelne scheinen S-förmig gekrümmt. Ueber ihre Herkunft und ihr ferneres Schicksal vermag ich nichts Bestimmtes anzugeben. Keinesfalls haben sie mit Blutgefässen etwas zu thun, da solche im Randschleier noch völlig fehlen. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um auf der Wanderung begriffene Spongioblasten. Ich finde sie vereinzelt auch in anderen Hirnabschnitten.

Die äussere oder kernarme Schicht enthält nur in ihren inneren Abschnitten einige Kerne, welche der Mantel- oder Zwischenschicht von His, der Neuronalschicht meiner Nomenklatur entsprechen. Diese Kerne unterscheiden sich von den Kernen der inneren Schicht durch ihre unregelmässigere Lagerung und Form. Jede reihenartige Anordnung fehlt. Die Längsaxen der Kerne sind in den verschiedensten Richtungen orientirt. Neben ovalen Form findet man auch rundliche und eckige. Die Chromatinvertheilung im Kern ist etwa dieselbe wie bei den Elementen der Innenschicht. Eine Unterscheidung von Neuroblasten und Spongioblasten lässt sich noch nicht mit Sicherheit durchführen. Der äusserste völlig kernfreie Abschnitt der äusseren Schicht würde als Randschicht oder Randschleier im Sinne von His zu bezeichnen sein[1]).

Vergleicht man diese Befunde mit dem histologischen Befund bei dem Embryo 44, so ergiebt sich, dass bei diesem die Differenzirung bereits erheblich weiter vorgeschritten ist. Es steht dies damit in Zusammenhang, dass, wie oben bereits hervorgehoben, die Hemisphärenentwickelung bei dem Embryo 45 auch grob morphologisch etwas zurückgeblieben ist, während beispielsweise die Hinterhirnentwickelung bei dem Embryo 45 viel weiter gediehen ist als bei dem Embryo 44. Aehnliche Wachsthumsverschiebungen habe ich auch bei anderen Säugethieren gelegentlich gefunden.

Die Zwischenhirnwand zeigt bereits überall eine ziemlich scharf abgesetzte breite Neuronalschicht. Namentlich im Gebiet des Hypothalamus fällt die Breite der Neuronalschicht auf. Im Allgemeinen sind die Elemente der Neuronalschicht chromatinärmer als diejenigen der Innenplatte. In der Säulenschicht findet man auch hier noch Keimzellen mit karyokinetischen Figuren. Besonders dicht gedrängt, zum Theil auch unregelmässig geformt sind die Kerne der Innenplatte im Bereich des Sulcus medianus des Zwischenhirnbodens.

Die Mittelhirnwand zeigt eine durchschnittliche Dicke von 140 μ, ist also gegenüber Embryo 43 sehr gewachsen (vergl. p. 253). Auf die sehr wesentlichen Wandverdickungen in einzelnen Gebieten wurde oben bereits hingewiesen. Die Neuronalschicht ist noch sehr dünn, aber doch schon ziemlich deutlich abgegrenzt. Die Innenplatte ist enorm mächtig; stellenweise zähle ich bis zu 20 allerdings eng mit einander verschränkte Kernreihen. In der Säulenschicht finden sich ziemlich zahlreiche Karyokinesen. In der Neuronalschicht fallen mir namentlich einzelne grosse, blasse rundliche Kerne auf. Ihr Durchmesser beträgt meist 8—9—11 μ. Sie zeigen spärliche kleine Chromatinkörnchen, die stellenweise netzartig verbunden zu sein scheinen. Irgendwelche regelmässige Anordnung dieser Kerne vermochte ich nicht nachzuweisen.

Die Kernzellen des Oculomotorius glaube ich bereits mit Sicherheit nachweisen zu können.

Im Bereich des Rautenhirns ist die Differenzirung bereits sehr weit vorgeschritten. Im Bereich der Medianlinie zeigt das dorsale Drittel das bekannte Bild der dichtgedrängten, leicht divergirenden, läng-

1) Vielleicht wäre es allerdings richtig, die Neuronalschicht (Mantelschicht) auch noch zur Randschicht zu rechnen, da zweifelsohne die Elemente der Neuronalschicht in ein anfangs kernfreies Neurospongium einwandern.

lichen, zum Theil fast spitzigen Kerne, während die beiden ventralen Drittel äusserst kernarm sind (vergl. Fig. 52 und 54). Lateralwärts vom Sulcus medianus wird die Innenplatte dünner, und an Stelle der langgestreckten, spitzigen Kernformen treten ovale. Erst im lateralsten Gebiet des Rautenbodens nimmt die Innenplatte wieder sehr stark an Mächtigkeit zu. Kleinere ovale Elemente herrschen hier vor. Längs der Ventrikeloberfläche finden sich noch zahlreiche, unregelmässig vertheilte Karyokinesen.

Die Identification der einzelnen Nervenkerne bietet erhebliche Schwierigkeiten. Sicher lassen sich alle motorischen Kerne nachweisen. Sehr gut ausgeprägt ist auch bereits die knieförmige Facialisbahn. Ebenso ist das hintere Längsbündel und der Tractus solitarius bereits mit Sicherheit zu identificiren. Auch die Olive ist sicher bereits angelegt. Von Brückenfasern findet sich noch keine Spur.

Die Kleinhirnlamelle zeigt noch einen ähnlichen histologischen Bau, wie er p. 251 für Embryo 43 beschrieben wurde. Nur ist die äussere Schicht erheblich mächtiger geworden (durchschnittlich etwa 30 μ). Sie enthält zerstreute Kerne in fast ganz unregelmässiger Vertheilung. Nur stellenweise hat es den Anschein, als sammelten sich diese zerstreuten Kerne in einer mittleren Zone der äusseren Schicht etwas dichter. Auch die Orientirung dieser Kerne zeigt keinerlei Regelmässigkeit. Neben rundlichen und senkrecht zur Oberfläche gestellten ovalen Kernen findet man auch einzelne tangential gelagerte ovale Kerne. Im Uebrigen treffen die Bemerkungen von p. 252 auch jetzt noch zu. Eine nennenswerthe Einwanderung von Elementen aus der Gegend der Rautenlippe scheint mir auch jetzt ausgeschlossen. Bemerkenswerth ist, dass in den dem Tegmen myelencephali benachbarten Schnitten sich ziemlich zahlreiche dreieckige Kernformen finden, die ich als Spongioblasten anspreche.

Embryo 45a.

Da dieser Embryo mit dem Embryo 45 in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt, beschränke ich mich auf einige wenige Bemerkungen. Interessant ist zunächst, dass hier die Hemisphärenentwickelung nicht die relative Rückständigkeit zeigt, welche bei dem Embryo 45 so sehr auffällig war. Beispielsweise sind also bei dem Embryo 45a die Eminentia prima und die Eminentia praechorioidea *G* (vergl. p. 250) wesentlich stärker ausgeprägt. Das Corpus striatum ist noch ziemlich schwach entwickelt. Immerhin lässt sich die Pars lateralis und medialis (Crus metarhinicum) (vergl. p. 256 und 257) mitsammt dem Stiel sehr gut nachweisen. Der Ammonswulst sowie die Fissura hippocampi sind noch sehr flach. Der Sulcus Monroi läuft auch hier oberhalb der Wurzelfurche der Augenblase flach aus. Eine Contiguität zwischen der Pars thalamica des Zwischenhirns und der Hauptmasse des Streifenhügels besteht vorläufig nur in sehr geringem Umfang. Ein Sulcus striothalamicus fehlt daher auch noch fast ganz.

Ich gebe nur eine einzige Figur, **Fig. 55** (Taf. XLVI) und behalte mir vor, an anderer Stelle noch einige Ergänzungsfiguren zu geben. Im untersten Theil der Figur erscheint der Recessus infundibuli, zwischen diesem und dem Boden des 3. Ventrikels die wurstförmig gekrümmte Hypophyse. Die seitliche Bodenfurche des 3. Ventrikels und die Augenstielfurche geben dem 3. Ventrikel seine charakteristische Form. Im Aussencontour folgen der Reihe nach von unten nach oben: der Sulcus vespalis, der Sulcus hemisphaericus und eine sehr schwache Delle im vordersten Bereich des lateralen Contours, welche der Schnürfurche des Lobus olfactorius (vergl. p. 256) bezw. dem Beginn der sehr schwach entwickelten Fissura rhinalis lateralis entspricht. Der Wulst zwischen der Augenstielfurche und der seitlichen Furche des 3. Ventrikels wird am zweckmässigsten als hypothalamischer Wulst (im Anschluss an His) bezeichnet. An der medialen Wand hebt sich die Fissura prima ab. Diese ist hier eben im Begriffe, in ihren basalen Querast (vergl. p. 256, Schnürfurche des Lobus olfactorius, Fiss. mesorhinica von His) überzugehen. Vor, in der Figur über der Fissura prima liegt der basale Bodentheil des Lobus olfactorius (= vorderer Riechlappen von His). Das Lumen des

letzteren tritt erst auf höher gelegenen Schnitten auf. Die Fissura rhinalis lateralis ist sehr seicht, namentlich ihr mediales Endstück[1]) ist kaum kenntlich. Verfolgt man die Serie in dieser Richtung weiter, so wird die Fissura prima fortgesetzt seichter. Einige Schnitte fehlt alsdann eine Furche ganz, und dann tritt die Fissura hippocampi an der Stelle auf, wo vorher die Fissura prima gewesen war. Die leichte Delle, welche unterhalb der Fissura prima in der medialen Wand liegt, entspricht der Eminentia praechorioidea (Wulst *G*), wie ich sie bereits p. 250 beschrieben habe. Dieser Wulst verschwindet auf den folgenden Schnitten sehr rasch. Die sehr charakteristische Form des Seitenventrikels ergiebt sich aus der Figur. Es handelt sich um ein Trapezoid mit concav eingebogenen Seiten. Die vordere Seite entspricht der hinteren Fläche der Eminentia prima, die mediale Seite dem Wulst *G*, die hintere Seite dem Stiel des Streifenhügels bezw. dem Crus metarhinicum im Sinne von His (vergl. p. 256), die laterale Seite der bereits sehr abgeflachten Pars lateralis corporis striati. His würde die laterale Seite wohl als Crus mesorhinicum corporis striati deuten[2]). Am vorderen Endpunkt der lateralen Seite findet man in der That weiterhin die von His beschriebene Substanzbrücke, welche das Crus mesorhinicum mit der Eminentia prima (mihi) verbindet und als Bodenschwelle den Hohlraum des Lobus olfactorius (L. olf. ant. His) von dem übrigen Seitenventrikel abgrenzt und zugleich dem basalen Querstück der Fissura prima (Schnürfurche des Lobus olfactorius, F. mesorhinica His, vergl. p. 256) entspricht.

Embryo 46.

Ich beginne die Beschreibung mit dem auf **Fig. 56** (Taf. XLVI) abgebildeten Schnitt. Links ist die soeben erwähnte Bodenschwelle getroffen, rechts liegt der Schnitt bereits oberhalb dieser Schwelle. Bemerkenswerth ist die Mächtigkeit der Eminentia prima. Auch der wellige Contour der Oberfläche des Crus metarhinicum (Pars medialis) corporis striati verdient Beachtung. Die Concrescentia primitiva hat an Tiefe erheblich zugenommen. Das Crus mesorhinicum (Pars lateralis) corporis striati hat sich relativ am wenigsten weiter entwickelt.

Das Lumen des Bodenraumes des 3. Ventrikels zeigt erhebliche Veränderungen. Beachtenswerth ist zunächst der Sulcus medianus internus im Bereich der Lamina terminalis. Seitlich von diesem liegt beiderseits die Wurzelfurche der Augenblase. Im hinteren Abschnitt findet sich seitlich die seitliche Bodenfurche des 3. Ventrikels. Der Sulcus vespalis ist sehr viel seichter geworden. Sehr merkwürdig ist die Furche der Seitenwand. Sie flacht sich auf den folgenden Schnitten, je mehr man sich von der Basis entfernt, um so mehr ab. Mit dem Sulcus Monroi hat sie nichts zu thun. Ich bezeichne sie als Sulcus lateralis intermedius. Sie bleibt stets basalwärts vom Sulcus Monroi. Der Sulcus hemisphaericus hat an Tiefe eher etwas abgenommen.

Fig. 57 (Taf. XLVI) zeigt die Concrescentia primitiva (vergl. p. 262) etwa in ihrer grössten Ausdehnung. Das für Embryo 45a beschriebene Trapezoid des Seitenventrikels ist noch zu erkennen. Das Crus metarhinicum zeigt zwei deutliche Anschwellungen. Die Eminentia praechorioidea (Wulst *G*) springt deutlich in das Lumen vor. Die Eminentia prima wird von zwei sehr scharfen, fast sichelförmigen Furchen eingefasst. Das Crus mesorhinicum ist langgestreckt, aber ziemlich flach, namentlich rechts.

Die mediane Bodenfurche der Vorderwand ist seichter geworden. Der Sulcus intermedius lateralis ist ebenfalls viel schwächer ausgeprägt. Die primitive Sichel reicht fast genau bis in die Ebene der stärksten Vorwölbung des Wulstes *G*. Interessant ist, dass die entsprechende Oberflächenfurche sehr seicht ist. Die Ausbiegung gehört fast ausschliesslich der Innenplatte an.

Auf den folgenden Schnitten schneidet vorübergehend die mediane Vorderwandfurche des 3. Ventrikels wieder schärfer ein. Die Wurzelfurche des Augenblasenstiels verläuft sich in der breiten Mulde,

1) Zur Nomenklatur vergl. meine Abhandlung in Verh. Kon. Ak. van Wet. te Amsterdam, 1904.
2) Vergl. namentlich die Entwickelung des menschlichen Gehirns etc., Leipzig 1904, p. 62, Fig. 41.

welche das Crus metarhinicum medialwärts dem Raume zukehrt, in welchem die beiden Foramina Monroi median zusammenfliessen.

Fig. 58 (Taf. XLVII) zeigt bereits den Thalamus s. str. Die Fissura prima ist schon sehr seicht geworden. Von der Eminentia prima ist nur der vorderste (in der Figur oberste) Theil unmittelbar unter der vorderen Ecke des Ventrikels übrig. Die starke Erhebung, welche — namentlich rechts — von der medialen Ventrikelwand in das Lumen vorspringt, ist bereits als Ammonswulst aufzufassen. Der Wulst *G*, an welchen man vielleicht zu denken geneigt sein könnte, war auf den Zwischenschnitten schon völlig verschwunden.

Folgt man — ausgehend von der Vorderecke des Seitenventrikels — nunmehr dem Seitenrand desselben, so findet man im hinteren Abschnitt der Seitenwand wiederum die Pars lateralis corporis striati (Crus mesorhinicum von His). Hierauf folgt eine tiefe Furche, welche ich als Sulcus interstriatus bezeichne, weil sie die Pars lateralis vom Crus metarhinicum des Corpus striatum trennt. Sie war schon im letzten Stadium vorhanden. Dies Crus fällt durch seine steile Erhebung und den etwas eckigen Umriss auf. Die Furche zwischen der Seitenwand der Hemisphäre und dem Crus mesorhinicum kann als Sulcus palliostriatus bezeichnet werden.

Medial vom Crus metarhinicum erhebt sich die Pars thalamica diencephali. Die Furche zwischen beiden ist der Sulcus striothalamicus. Er liegt ein wenig oberhalb der Stelle, wo die Augenstielfurche ausgelaufen ist.

Der 3. Ventrikel zeigt keine mediane Bodenfurche. Die seitliche Bodenfurche ist noch sehr deutlich. Die Wand zeigt, ausser der seichten Einbuchtung des Sulcus intermedius lateralis im Bereich der Pars hypothalamica, eine breitere Bucht in ihrem oberen Abschnitt. Links erscheint die Wand etwas zerfetzt. Es hängt dies damit zusammen, dass die Vorderfläche des Sehhügels hier vom Schnitt gerade tangential gestreift worden ist. Schon die nächsten Schnitte lehren, dass hier statt der breiten Bucht nur eine relativ schmale Furche, nämlich der Sulcus Monroi (entsprechend dem untersten Theil der Bucht) auftritt.

Die Abzweigung der lateralen Plexustasche bietet gegenüber den früher beschriebenen Verhältnissen keine principielle Abänderung. Das paarige mediane Dachdivertikel ist etwa in grösster Ausdehnung getroffen. Auf den nächstfolgenden Schnitt öffnet sich auch das rechte Divertikel in den 3. Ventrikel. Aus der Einsenkung zwischen den beiden Divertikeln geht hierauf unmittelbar der unpaare Plexus chorioideus ventriculi tertii hervor. Dass die Furche zu beiden Seiten der Dachdivertikel dem Sulcus fastigialis des Embryo 44 entspricht, ist wohl unzweifelhaft. Die Oeffnung der lateralen Plexustasche erfolgt nach wie vor im Dach des Foramen Monroi zwischen einerseits dem Ammonswulst der medialen Hemisphärenwand und andererseits der Thalamuswand, setzt sich aber dann noch auf den von dem Zwischenhirn losgelösten Theil der Hemisphärenwand fort (s. folgende Figur).

Der auf **Fig. 59** (Taf. XLVII) abgebildete Schnitt ist von dem letztabgebildeten durch 9 Zwischenschnitte getrennt. Der Ammonswulst zeigt rechts auf seiner Oberfläche eine leichte Delle. Eine Fissura hippocampi ist auf der Aussenfläche nur sehr schwach angedeutet. Im hinteren Abschnitt des Seitenventrikels ist ein winkliges Lumen aufgetreten. Die Verbindung zwischen Crus mesorhinicum und Crus metarhinicum erscheint daher als eine Brücke. Deshalb ist keineswegs etwa an dieser Stelle an eine secundäre, d. h. nachträgliche Verschmelzung des Crus metarhinicum mit dem Crus mesorhinicum zu denken, sondern man muss sich vorstellen, dass beide Schenkel sich von der Basalfläche der Hemisphärenblase erheben und in höheren Ebenen in geringerem Umfang zusammenhängen als in basalen. Viel wahrscheinlicher ist eine solche Verschmelzung im Bereich des Sulcus hemisphaericus, da hier eine zahlenmässig nachweisbare absolute Tiefenabnahme des Sulcus hemisphaericus vorliegt (siehe unten).

Der Sulcus Monroi schneidet hier sehr scharf ein. Der Sulcus intermedius lateralis ist unbestimmt abgegrenzt und sehr seicht. Die seitliche Bodenfurche ist weniger tief.

Fig. 60 (Taf. XLVII) zeigt den Process der Loslösung des Hemisphärenhirns vom Zwischenhirn fast vollendet. Der Ammonswulst ist breiter, aber flacher. Der Sulcus palliostriatus schneidet durch, so dass das Crus mesorhinicum von der lateralen Hemisphärenwand losgelöst erscheint. Sehr deutlich tritt jetzt die Configuration der Thalamuswand hervor. Auf den Sulcus Monroi folgt zunächst ein fast geradliniges Wandstück, hierauf eine Mulde, dann eine seichte, mit ihrem Niveau innerhalb der Mulde bleibende Erhebung und hierauf abermals eine seichte Mulde. Ich schlage vor, die Mulden beziehentlich als Fossa thalamica interna inferior und superior zu bezeichnen. Der äussere Contour des Zwischenhirns zeigt drei Mulden, eine obere, welche der Erhebung zwischen der Fossa thal. int. inf. und sup. ungefähr entspricht, eine mittlere, welche oberhalb des Niveaus des Sulcus Monroi liegt und in welche das Mesodermgewebe in ziemlich scharfem Winkel eindringt, und eine seichte untere, welche unterhalb des Niveaus des Sulcus Monroi eben zu erkennen ist. Die oberste Mulde entspricht ungefähr (nicht genau) der oberen Hemisphärenspitze und ist mit dem Sulcus fastigialis identisch (vergl. p. 257 und 266). Die Erhebung zwischen der obersten und der mittleren Mulde entspricht ungefähr der Ammonsmulde. Die mittlere Mulde entspricht dem etwas medialwärts vorgebauchten Abschnitt der medialen Hemisphärenwand, in welchem die Einstülpung der lateralen Plexustasche sich vollzieht. Die unterste Mulde war bereits bei Embryo 44 (vergl. Fig. 40) angedeutet; sie entsprach ursprünglich ziemlich genau dem Torus hypothalamicus.

Die weiteren Schnitte gestalten sich so einfach, dass es keiner weiteren Abbildung bedarf. Der Spalt des 3. Ventrikels wird allmählich enger. Der Sulcus Monroi gleicht sich mehr und mehr aus. Der Sulcus lateralis intermedius und die laterale Bodenfurche verschwinden. Nur das dorsale Muldengebiet des Ventrikels, welches den Plexus chorioideus ventriculi tertii enthält, bleibt nahezu unverändert. Im Hemisphärenhirn verschwindet das Corpus striatum vollständig. Die laterale Hemisphärenwand zeigt eine seichte Delle, deren Deutung zunächst dahingestellt bleiben muss. Derselben entspricht eine leichte Wandverdickung. Die mediale Hemisphärenwand zeigt die Fissura hippocampi und die Fissura chorioidea neben einander. Beide beschreiben in ihrem hinteren Verlaufsstück einen äusserst flachen Bogen.

Der Uebergang des Zwischenhirns in das Mittelhirn bietet keine wesentlich neuen Momente gegenüber dem letzten Stadium. Es sei nur erwähnt, dass die Commissura posterior an Masse wesentlich zugenommen hat. Die Epiphyse fällt auch jetzt sehr steil gegen das Mittelhirn bezw. gegen die Commissura posterior ab, während sie oralwärts viel weniger scharf abgesetzt ist. Der Plexus chorioideus ventriculi tertii lässt sich hart bis an die Epiphyse verfolgen; die Tiefe der Ausstülpung nimmt allerdings occipitalwärts wesentlich ab.

Der orale Abschnitt des Rautenbodens zeigt ausser dem Sulcus medianus beiderseits nur je eine tiefere Furche, welche auf Fig. 60 nahe dem lateralen Rand liegt und weiterhin sich etwas medialwärts verschiebt. Spinalwärts endet sie noch, bevor sie die Fossa transversa rhombi erreicht hat. Oralwärts lässt sie sich bis in den Isthmus hinein verfolgen. Sie ist offenbar mit der p. 259 unten erwähnten Furche identisch. Ebenda habe ich meine Bedenken geäussert gegen die Auffassung der Furche als eines Theilstückes eines durchgehenden Sulcus limitans.

Der spinale Abschnitt des Rautenbodens zeigt noch etwa dieselben Verhältnisse wie bei dem Embryo 45. Ebenso zeigt das Tegmen myelencephali keine wesentliche Umgestaltung.

Die Kleinhirnlamelle zeigt ebenfalls noch ungefähr dieselben Verhältnisse. Ausser dem Sulcus medianus internus sind keine sicheren Furchen zu erkennen. Die beiden Hälften weichen unter überstumpfem

Winkel auseinander (ich habe dabei den ventricularen Winkel im Auge). Im Bereich des Sulcus medianus beträgt die Dicke der Lamelle nur ca. 60 μ, in den Seitentheilen steigt sie bis ca 200 μ.

Die histologische Darstellung beginne ich mit der Hemisphärenwand. Diese zeigt bei schwächerer Vergrösserung zwei sehr scharf geschiedene Schichten, die Innenplatte und die Neuronalschicht. Eine Säulenschicht ist kaum hier und da noch angedeutet. Mitosen sind äusserst spärlich geworden. Ebenso fehlt ein kernfreier Randschleier vollständig. Dickenmessungen sind ausserordentlich subtil und schwierig, da es kaum möglich ist, einen zur Oberfläche genau senkrechten Schnitt zu construiren. Die folgende Angabe, welche sich auf die laterale Wand der Hemisphäre in ihrem hinteren oberen Abschnitt bezieht, soll daher nur das relative Dickenverhältniss der beiden Hauptschichten beispielsweise illustriren. Die Dicke der Innenplatte beträgt hier an einer bestimmten Stelle 83 μ, diejenige der Neuronalschicht 27 μ. Die Kerne der Innenplatte stehen äusserst dicht gedrängt. Durchschnittlich zählt man etwa 15 Reihen. Oblonge Kernformen (längerer Durchmesser 5—7 μ) herrschen vor. Die Vertheilung der Chromatinkörner ist noch ungefähr dieselbe wie im letzten Stadium geblieben. Der Zellkörper ist nur sehr schwer zu erkennen. Die Kerne der Neuronalschicht sind sehr locker zerstreut. In den tiefen Schichten stehen sie im Ganzen etwas dichter als in den oberflächlichen. Neben ovalen Formen finden sich — wie in den früheren Stadien — zahlreiche rundliche und polygonale. Das Chromatin scheint hier und da zu etwas grösseren Massen zusammengeballt. Im Uebrigen verweise ich auf eine Abbildung, welche ich im HERTWIG'schen Handbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte gebe. Speciell hebe ich noch hervor, dass die Gegend des Ammonswulstes bezw. der Fissura hippocampi noch keine wesentlichen Abweichungen von dem soeben beschriebenen Typus zeigt. Höchstens sind hier leicht zugespitzte Kerne sowohl in der Neuronalschicht wie in der Innenplatte etwas häufiger.

Wesentlich anders verhalten sich die basalen unter dem Streifenhügel gelegenen Abschnitte. Wie ein Blick auf Fig. 57 ff. lehrt, ist hier die Neuronalschicht bereits enorm mächtig. Selbst wenn man die schräge Schnittrichtung in Betracht zieht, bleibt eine höchst beträchtliche Differenz. Hierin sehe ich überhaupt den wesentlichsten Entwickelungsfortschritt dieses Stadiums gegenüber dem letztbesprochenen. Stellenweise ist hier bereits eine weitere Gliederung der Neuronalschicht eingetreten. Ich verschiebe jedoch die Besprechung dieser weiteren Gliederung bis zu den folgenden Stadien, in welchen sie auf die übrigen Wandabschnitte der Hemisphären in ähnlicher Weise übergreift. Ich glaube, in den eben in Rede stehenden Abschnitten übrigens auch bereits bestimmt Fasern nachweisen zu können, welche aus dem Hemisphärenhirn in das Zwischenhirn eintreten. Wahrscheinlich gehören sie zur Radiatio striothalamica. Ein dickeres Bündel lässt sich bis in die lateralen Abschnitte des Crus metarhinicum und bis in das Crus mesorhinicum verfolgen.

Auf das interessante Faserbündel, welches in der Seitenwand der Pars thalamica aufsteigt, werde ich erst in einem späteren Beitrag, welcher den Faserverlauf des vollentwickelten *Echidna*-Gehirns behandelt, zurückkommen können.

In der Kleinhirnlamelle unterscheidet man bei schwächerer Vergrösserung 3 Schichten, nämlich die Innenplatte, eine Mittelzone mit locker gestellten Kernen und die äussere oder OBERSTEINER'sche Zone, in welcher die Kerne wieder dichter stehen. Bei stärkerer Vergrösserung bemerkt man bereits eine vierte Schicht, welche sich zwischen die Innenplatte und die Mittelzone schiebt.

Embryo 47.

Ich verfolge auch diese Serie, von den basalsten Schnitten ausgehend, parietalwärts und werde jeden Schnitt sofort in toto beschreiben.

Fig. 61 (Taf. XLVII) zeigt die beiden Seitenventrikel je zweimal getroffen. Der Ventrikelraum des Lobus olfactorius ist nur links getroffen. Von dem Hemisphärenventrikel ist er noch durch die früher besprochene Bodenschwelle getrennt. Man erkennt jedoch bereits den ungefähren Umriss der Eminentia prima. Sichelspalte (Fossa interhemisphaerica) und Fissura prima zeigen wiederum die bekannte Lanzenform. Der 3. Ventrikel ist relativ schmal geworden. Seine Seitenwand lässt ausser der seitlichen Bodenfurche, welche auf basaler gelegenen Schnitten noch sehr scharf ausgeprägt war, nur 2 seichte Dellen erkennen. Die obere (vordere) ist der Rest der Wurzelfurche der Augenstiele, welche auf basaleren Schnitten noch sehr mächtig ist, die untere der Sulcus lateralis intermedius (vergl. p. 265). Die Concrescentia primitiva enthält noch fast keine Nervenfasern; nur einige zarte Bündel der Commissura anterior glaube ich bereits zu sehen.

Der Sulcus hemisphaericus schneidet, wie in dem letzten Stadium, scharf zwischen Zwischenhirn und Hemisphärenhirn ein. Die Frage, ob innerhalb des Sulcus hemisphaericus, d. h. in seiner Tiefe eine partielle Verklebung früher geschiedener Theile, nämlich einerseits der medialen Hemisphärenwand und andererseits der lateralen Zwischenhirnwand stattgefunden hat, glaube ich, wie oben bereits bemerkt, bejahen zu können. Es sprechen hierfür folgende Thatsachen:

a) Der Stiel der Hemisphäre, welcher diese letztere mit dem Zwischenhirn verbindet, ist relativ dünn und zeigt wenig Mitosen. Es ist also nicht wahrscheinlich, dass die thatsächlich vorliegende Ausfüllung des Sulcus hemisphaericus von seinem Grund ausgeht, sondern es ist anzunehmen, dass die Ausfüllung von den Wänden des Sulcus hemisphaericus ausgeht.

b) Der Raum in der Tiefe des Sulcus hemisphaericus wird von Faserzügen durchsetzt. Es entspricht anderweitigen Erfahrungen (Concrescentia primitiva, Rautenlippe), dass solche Faserbrücken in Verschmelzungsgebieten geschlagen werden.

c) Im Grund des S. hemisphaericus bleibt streckenweise die Bildung einer M. limitans externa ganz aus, und auch das Mesodermgewebe dringt nicht bis zum Grund, so dass Randschleier unmittelbar an Randschleier stösst.

Ausdrücklich muss ich jedoch hierbei hervorheben, dass überall nur Randschleier mit Randschleier verklebt. Man hat bei anderen Säugern diesen Verschmelzungsvorgang gelegentlich so dargestellt, als ob die ganze mediale Hemisphärenwand mitsammt ihrer Innenplatte zwischen das Corpus striatum und das mit ihm verschmelzende Zwischenhirn zu liegen käme. Hiervon kann bei *Echidna* ebensowenig wie bei anderen Säugern die Rede sein. Der ganze Process vollzieht sich subendymal, d. h. unterhalb der Innenplatte: letztere ist durch den stark beschleunigten Wachsthumsprocess der basalen Wandabschnitte (s. o.) schon so hoch gehoben, dass sie oberhalb des Verschmelzungsgebietes liegt.

Im Bereich des Hinterhirns bedarf die Figur keiner speciellen Erläuterung. Die Raphe hat an Tiefe stark zu-, der Sulcus medianus rhombi an Tiefe stark abgenommen.

Fig. 62 (Taf. XLVII) scheint bei oberflächlichster Betrachtung der obigen Angabe, wonach nirgends die Innenplatten verschmelzen, zu widersprechen. Indes ergiebt eine genauere Prüfung der nachfolgenden und der vorausgehenden Schnitte eine Bestätigung jener Angabe. Die Stelle, wo die Innenplatte des Corpus striatum mit der Innenplatte des Zwischenhirns zu verschmelzen scheint, entspricht thatsächlich nur dem Grund des Sulcus palliostriatus. Die Innenplatte des Corpus striatum schlägt sich auf die Innenplatte der medialen Palliumwand über, und letztere schlägt sich frontalwärts im Bereich des Foramen Monroi in die Innenplatte des Zwischenhirns um. Unterhalb des abgebildeten Schnittes findet man an der scheinbaren Verschmelzungsstelle die compacte Hemisphärenmasse, und oberhalb des Schnittes trennt sich alsbald das Corpus striatum von der medialen Palliumwand. Der Sulcus hemisphaericus ist hier bereits relativ tiefer

Die mediale Palliumwand ist sehr verdünnt und, wie oben besprochen, mit der lateralen Zwischenhügelwand verklebt. Sie bildet die sog. Lamina affixa.

Die Erhebung der lateralen Ventrikelwand im Vorderhirnbereich ist natürlich als Crus mesorhinicum, die an der scheinbaren Verschmelzung betheiligte Masse als Crus metarhinicum des Corpus striatum zu bezeichnen. Die Oberfläche des Crus metarhinicum zeigt hier und da noch eine leichte Wellung.

Die Fissura prima ist bereits verschwunden, die Fissura hippocampi im frontalen Abschnitt noch nicht erschienen. Die Eminentia prima ist occipitalwärts noch gut abgesetzt, dagegen hat sich ihre scharf einschneidende frontale Grenzfurche seit einigen Schnitten verloren. Die Erhebung *G* ist bei dem Embryo 47 überhaupt auf keinem Schnitt gut ausgeprägt.

Im hinteren Abschnitt der medialen Hemisphärenwand ist die Fissura hippocampi seicht angedeutet, und vor ihr findet sich die Fissura chorioidea. Bemerkenswerth ist das Vorspringen der äusseren (hinteren) Lippe der letzteren.

Die seitliche Bodenfurche des Zwischenhirns ist verschwunden. Von Sulcus Monroi ist noch nichts zu sehen. Die Identität des S. lateralis intermedius mit der p. 257 erwähnten, auf Fig. 41 abgebildeten Furche der Seitenwand ist zweifelhaft.

Im untersten Theil des Schnittes sieht man eben noch die vorderste Spitze des Tegmen myelencephali. Auf den vorhergehenden Schnitten waren der rechte und der linke Plexus chorioideus lateralis ventriculi quarti bis zu gegenseitiger Berührung medianwärts gerückt, auf den folgenden Schnitten tritt an Stelle des Tegmen myelencephali auch in der Medianebene die Kleinhirnlamelle. Der Sulcus medianus rhombi ist bereits im Bereich des Isthmus getroffen.

Die folgenden Schnitte lassen sich auch ohne zahlreichere Abbildungen ausreichend beschreiben. Der Plexus chorioideus ventriculi lateralis erscheint auf vielen Schnitten doppelt getroffen, da er bereits einen stärker gekrümmten Bogen beschreibt. Der Mittelhirnventrikel zeigt im hinteren Abschnitt eine flach gewölbte Decke, während in dem vorderen Abschnitt die Decke sich fast hutförmig wölbt. **Fig. 63** (Taf. XLVII) zeigt diese hutförmige Gestaltung noch nicht in voller Ausbildung. Von dem Sulcus lateralis intermedius ist fast nichts mehr zu sehen. Der Sulcus Monroi ist bereits scharf ausgeprägt. Die Fossa thalami interna superior und inferior (vergl. p. 267) sind ziemlich seicht. Die Furchen des Aussencontours zeigen noch etwa dieselbe Lage, wie sie p. 267 beschrieben wurde. Der mediale Hemisphärenwand zeigt noch zwei sehr seichte Ausbiegungen. Diese haben jedoch nichts mit der Fissura hippocampi zu thun. Die letztere ist bereits verschwunden.

Im weiteren Verlauf rundet sich der Sulcus Monroi mehr und mehr aus und flacht sich schliesslich ab. Streckenweise erscheint er dadurch verdoppelt, dass in seinem Grunde eine niedrige Leiste auftritt. Von einem Uebergang des Sulcus Monroi in die Seitenfurche des Mittelhirnventrikels kann nicht die Rede sein, vielmehr läuft der Sulcus Monroi basalwärts von der Seitenfurche des Mittelhirnventrikels seicht aus.

Die Wand der Grosshirnhemisphäre zeigt noch einen ähnlichen histologischen Aufbau, wie er p. 268 geschildert wurde. Höchstens könnte man sagen, dass die Neuronalschicht sich allenthalben auf Kosten der Innenplatte nicht unwesentlich verdickt hat. Die Entwickelung des Kleinhirns zeigt histologisch keinen erheblicheren Fortschritt.

Einige weitere Abbildungen habe ich in meinem Beitrag zu Hertwig's Handbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte gegeben.

Embryo 48.

Leider lässt sowohl die Erhaltung der Form als auch die Färbung bei dieser Serie zu wünschen übrig. Obwohl der Längenunterschied gegenüber dem letztbesprochenen Stadium nur 2 mm beträgt, ist

doch in mannigfachen Beziehungen ein Entwickelungsfortschritt zu constatiren. Die wesentlichsten Punkte sind folgende: Die becherförmige Erweiterung des parietalsten Theiles des 3. Ventrikels, welche ich auch kurz als Calix (thalami) bezeichnen will, ist noch etwas breiter geworden. Die Fossa thal. interna superior schneidet sehr scharf ein. Die Fissura hippocampi ist wesentlich tiefer geworden. Dazu kommt, dass dem convexen Aussencontour des Calix — gewissermaassen im Sinne eines Abdruckes — eine concave Einbuchtung der medialen Hemisphärenwand (Impressio calicis) entspricht. Diese Nische lässt die Einbiegung der Fissura hippocampi tiefer und ausgedehnter erscheinen, als sie thatsächlich ist. In Wirklichkeit entspricht nur der der Fissura chorioidea zunächst gelegene Theil der Impressio calicis der Fissura hippocampi.

Da sowohl das Crus mesorhinicum als auch das Crus metarhinicum des Streifenhügels sich erheblich verdickt haben, sind sie grösstentheils verschmolzen. Ihre Trennungsfurche ist streckenweise bereits sehr seicht. Das Lumen des Seitenventrikels ist entsprechend verengt. Hand in Hand damit füllt der Plexus chorioideus ventriculi lateralis das Lumen in grösserem Umfang aus.

Verfolgt man die Impressio calicis rostralwärts, so geht sie fast continuirlich in die Fissura prima über. Letztere ist nur viel seichter geworden. Es beruht dies namentlich darauf, dass die obere (vordere) Lippe der Fissura prima flacher geworden ist. Auch die Eminentia prima ist wesentlich flacher als früher. Das beistehende Schema giebt die topographischen Verhältnisse wieder (Textfig. 3).

Auf höher gelegenen Schnitten weitet sich die Impressio calicis zur „Thalamusmulde" (Hochstetter) aus. Die Lage der Fissura hippocampi in der Thalamusmulde bedingt die bekannte eigenartige Configuration der medialen Hemisphärenwand aussen von der Fissura chorioidea. Insbesondere erklärt sich so auch die doppelte Wellenlinie, welche der mediale Hemisphärencontour hier beschreibt. Vergl. **Fig. 64** (Taf. XLVIII).

Fig. 3. *Fch* Fissura chorioidea, *Fh* Fissura hippocampi, *Fpr* Fissura prima, $Cstr_1$, $Cstr_2$ Corpus striatum. Die Pfeile geben an, wo die bez. Furchen auf den folgenden Schnitten eindringen.

Die Wurzelfurche der Augenblase ist sehr viel seichter geworden, ebenso der Sulcus intermedius lateralis. Um so schärfer hebt sich unterhalb der Fossa thalami interna inferior der Sulcus Monroi ab. Im Uebrigen möchte ich bezüglich der Deutung der Wandfurchen des 3. Ventrikels in diesem Stadium noch grösste Reserve beobachten.

Eine Impression auf der Vorderfläche der Hemisphäre und ebenso eine solche auf der hinteren Basalfläche sind möglicher Weise als ein Kunstproduct der Deformation aufzufassen.

Sehr weit vorgeschritten ist auch die Entwickelung des Chiasmas.

Der Plexus chorioideus ventriculi tertii entspringt aus einer keilförmigen Rinne des Zwischenhirndaches. Fast unmittelbar nach seinem Verschwinden geht die Rinne in die Epiphysenerhebung über.

Einige Schwierigkeit bietet das Verständniss der Hinterhirnschnitte. Diese entsteht namentlich durch das Auftreten bezw. die zunehmende Entwickelung der Plica chorioidea [His][1]). Diese bildet eine quere Einfaltung des Tegmen myelencephali. Die His'sche Beschreibung trifft auch für *Echidna* im Wesentlichen zu. Die Falte ist halbmondförmig. Die ziemlich schwer verständlichen Schnittbilder, welche sich aus dem eigenartigen Eindringen der Falte ergeben, sollen durch die beistehende Textfig. 4 erläutert werden. Ich hoffe dadurch Nachuntersuchern — auch bei anderen Species — die mitunter sehr mühsame

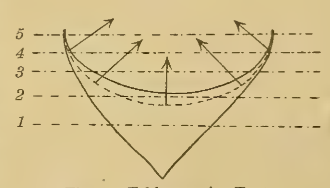


Fig. 4. Erklärung im Text.

1) Die Entwickelung des menschlichen Rautenhirns etc. Abh. d. math.-phys. Cl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XVII (1890), p. 20.

Orientirung zu erleichtern. Die beiden ausgezogenen geraden Linien stellen schematisch die hintere Begrenzung des Tegmen myelencephali dar, welches ich mir von oben gesehen denke. Die ausgezogene krumme Linie bezeichnet den hinteren Rand der Kleinhirnlamelle. Die Einfaltung der halbmondförmigen Plica chorioidea findet im Bereich der gestrichelten krummen Linie statt. Die Fusspunkte des Halbmondes liegen sehr weit vorn. Die gestrichelte Linie ist in ihrem vordersten Abschnitt nur dadurch verdeckt, dass sie unter die Kleinhirnlamelle zu liegen kommt. Die Pfeile geben schematisch die Richtung der Einfaltung an. Die punktirt-gestrichelten geraden Linien geben 5 verschiedene Schnittebenen an. Auf Schnitten, welche der Schnittebene *1* entsprechen, wölbt sich über die Oblongata nur das Tegmen myelencephali. Schnitte, welche der Schnittebene *2* entsprechen, treffen bereits die Plica chorioidea, daher findet man das Tegmen hier in doppelter Lage. Auf Schnitten, entsprechend der Schnittebene *3*, ist das Tegmen noch doppelt getroffen und ausserdem oberhalb desselben die Kleinhirnlamelle. Im Bereich der Schnittebene *4* ist die Plica chorioidea nur noch in den Seitentheilen getroffen, in der Medianebene reicht sie nicht so weit. Im Bereich der Schnittebene *5* hat sich das sichtbare Stück der Plica chorioidea noch weiter seitlich gezogen und verkürzt, um in den folgenden Ebenen ganz zu verschwinden. Der Plexus chorioideus ventriculi quarti dringt jetzt im ganzen Bereich der Plica chorioidea ein. Hinter der Falte, also in Fig. 4 unterhalb der gestrichelten Bogenlinie, setzt sich der linke und rechte Plexus chorioideus noch eine Strecke weit in Form eines medianen Plexus spinalwärts fort.

Sehr merkwürdig ist auch das Verhältniss der Rautenlippe. Bei Embryo 47 war die äussere Lippenfurche nach kurzem Auftreten wieder fast ganz verschwunden. Ohne nennenswerthe Einkerbung ging die seitliche Oberfläche des Nachhirns unmittelbar glatt in das Tegmen mylencephali über. Dies hat sich jetzt wesentlich geändert. Eine sehr spitzwinklige Furche schneidet im Lippengebiet, und zwar oberhalb des Ortes der früheren äusseren Lippenfurche, scharf ein. Die obere (zugleich laterale) Wand dieser Furche wird nur von der Innenplatte gebildet, die untere (zugleich mediale) Wand wird von der Hauptmasse des Nachhirns gebildet, erscheint jedoch auch von einer ventralwärts sich zuschärfenden Innenplattenschicht bedeckt (Textfig. 5). Der ganze Vorgang erinnert sehr an die früher besprochene primäre Rautenlippenbildung. His hat in der That und mit Recht bei dem menschlichen Embryo von einer secundären Rautenlippe gesprochen. Ich setze hier seine bez. Worte wegen der Wichtigkeit der Sache wörtlich her[1]): „Nach Einstellung ihrer productiven Thätigkeit trennt sich die Rautenlippe durch eine tief einschneidende Spalte vom Corpus restiforme ab und wird von neuem frei . . . . . . Es besteht somit neuerdings eine Rautenlippe, welche zwar aus der primären hervorgegangen, von dieser aber durch ihre dünne, hautartige Beschaffenheit wesentlich unterschieden ist und die nur deren von Neuroblasten entleerten Rest darstellt. Ich werde sie als secundäre Rautenlippe bezeichnen.“ Ich kann dieser Darstellung von His, welche z. B. von Groenberg angezweifelt worden ist, nur durchaus beistimmen. Alle von mir entwickelungsgeschichtlich untersuchten Säuger zeigen diese secundäre Rautenlippenbildung. Auch glaube ich den Mechanismus derselben aufklären zu können. Bei dem Embryo 48 ist bereits in viel ausgiebigerer Weise eine engere Verwachsung des Mesodermgewebes mit dem Tegmen myelencephali, und zwar gerade in seinen seitlichen Abschnitten, im Bereich der sogenannten Taenia erfolgt. Es liegt sehr nahe, anzunehmen, dass der Zug dieses Mesodermgewebes eine Ausbuchtung im Seitenwinkel der Rautengrube zu Stande bringt, welche zur Bildung der secundären äusseren Lippenfurche führt. Damit hängt es auch zusammen, dass,

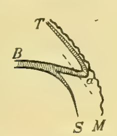


Fig. 5. *T* Tegmen myelencephali, *B* Boden, *S* Seitenfläche des Rautenhirns, *M* Mesodermgewebe.

1) Entwickelung des menschlichen Rautenhirns, p. 47.

wenn in dieser Gegend ein Einreissen stattfindet, dies stets im Sinne der gestrichelten Linie erfolgt: am Punkt *a* ist eben die Taenia fest mit dem Mesodermgewebe verlöthet. Vergl. Fig. 5.

Auch ein Sulcus restiformis im Sinne von His beginnt sich auf der ventralen Seitenfläche bei Embryo 48 auszubilden. Die Raphe verbreitert sich basalwärts sehr stark. Zu ihren Seiten hebt sich die Oliva inferior schon sehr deutlich ab. Im Bereich der Raphe senkt sich die Innenplatte etwas tiefer in die Nachhirnmasse hinein. Im Uebrigen besteht die Raphe fast ausschliesslich aus Ependymfasern. Dichtere Kernanhäufungen sind ihr angelagert. Nur der verbreiterte basale Abschnitt enthält in den cerebraleren Abschnitten des Nachhirns dichte Kernhaufen.

Im Vergleich zu den erheblichen morphologischen Umgestaltungen ist die histologische Entwickelung nur relativ wenig vorgeschritten. Vergleicht man z. B. die Parietalgegend der Hemisphärenwand des Embryo 48 mit derjenigen des Embryo 46 und 47, so hält es schwer, einen bestimmten Unterschied anzugeben (vergl. p. 268). Deutlich zu unterscheiden sind auch bei dem Embryo 48 nur 2 Schichten, die Innenplatte und die Neuronalschicht. Die letztere ist in ihrer äusseren Lage am kernärmsten. Die Kerne der Innenplatte sind chromatinreicher und stehen dichter als diejenigen der Neuronalschicht. Die Gegend der Hippocampusrinde zeigt noch immer keine sichere histologische Specialisirung. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass die mir vorliegenden Serien die Zellkörper kaum erkennen lassen und nur ein Studium der Kerne gestatten. Eine Ausnahme bilden nur die basalen Abschnitte der Hemisphärenwand. Hand in Hand mit der Ausfüllung des Ventrikelraumes (s. o.) und der Verstreichung des Sulcus hemisphaericus geht hier eine Veränderung des histologischen Baues der Wand. Schon bei Embryo 47 waren Anfänge einer solchen Veränderung zu bemerken, bei Embryo 48 sind sie bereits ziemlich weit gediehen. Geht man auf Schnitten, welche unmittelbar hinter dem Chiasma geführt sind, vom Sulcus hemisphaericus aus, so kann man bereits, lateral fortschreitend, 3 Formationen unterscheiden: die Formation der Substantia perforata anterior, die Formation des Rhinencephalon und die Palliumformation. Durch eine seichte Furche ist die Substantia perforata anterior lateral abgesetzt. Die gewaltige Neuronalschicht dieser basalen Theile ist herzuleiten erstens aus einem basalwärts ziehenden Zellstrom, welcher namentlich die basale Palliumformation speist, und zweitens aus den mehr und mehr anschwellenden Neuronalschichten des Corpus striatum. Bei der Besprechung des Embryo 49 gedenke ich auf diese Verhältnisse näher einzugehen. Zur definitiven Aufklärung fehlen mir leider manche durchaus nothwendige Zwischenstadien. Ich bemerke hier nur noch, dass auch das Tuberculum olfactorium nicht nur durch eine seichte Furche gegen das Rhinencephalon abgesetzt, sondern auch histologisch bereits deutlich differenzirt ist.

Die Kleinhirnlamelle (vergl. p. 268) lässt jetzt 4 Schichten unterscheiden, nämlich:

1) die Innenplatte,
2) eine Zone dichtgestellter Kerne,
3) eine Zone lockerer gestellter Kerne,
4) die Obersteiner'sche Schicht.

Eine kernarme Schicht zwischen der Innenplatte und der Zone der dichtgestellten Kerne ist nur angedeutet.

Bei Besprechung der folgenden Serie wird hierauf näher einzugehen sein. Hervorgehoben sei nur noch, dass die ventriculäre Oberfläche der Kleinhirnlamelle in ihrem lateralen Abschnitt eine sagittale Längsmulde zeigt (Fossa cerebellaris interna lateralis).

Embryo 49.

Leider lässt die Erhaltung des Centralnervensystems auch bei der Serie des Embryo 49 viel zu wünschen übrig. Ich beschränke mich daher nur auf einige wenige Angaben.

Auf der **Fig. 65** (Taf. XLVIII) ist ein Schnitt abgebildet, welcher hinter dem Chiasma opticum und dem Foramen Monroi geführt ist. Die Fissura rhinalis lateralis fehlt fast vollständig. Auch das Pallium zeigt keine neuen Furchen. Die Furche zwischen Zwischenhirn und Hemisphärenhirn ist noch immer der Sulcus hemisphaericus. Eine wesentliche Umgestaltung ist nur insofern eingetreten, als die Hemisphärenwand im medialsten basalen Abschnitt einen ganz anderen Bau zeigt als in den übrigen Abschnitten. Bei Embryo 48 ist auf diese Veränderungen bereits hingewiesen worden. Ich beabsichtige nunmehr etwas näher auf dieselben einzugehen.

Auf Schnitten, welche oralwärts von Fig. 65 liegen, findet man den mächtigen Zug der Commissura anterior. Ihre Höhe in der Medianebene beträgt bereits ca. 180 μ. Ein vorderes und hinteres Ringbündel ist — wenigstens auf den mir vorliegenden Schnitten — nicht zu erkennen. Das Tuberculum olfactorium, welches auf Fig. 65 bereits verschwunden ist, kennzeichnet sich auf diesem Stadium durch die mehr gleichmässige Kernvertheilung sehr scharf gegenüber der Grosshirnrinde, welche bereits eine eigenartige Architektonik zeigt (s. u.). Die laterale Randfurche des Tuberculum olfactorium [Margo lateralis tuberculi olfactorii s. Fissura rhinalis medialis s. entorhinalis [1])] ist breit, aber seicht. Schwer ist es hingegen, schon in diesem Stadium einen histologischen Unterschied zwischen Pallium s. str. und Rhinencephalon nachzuweisen. Der charakteristische Belag mit Fasern des Tractus olfactorius ist auf meinen Präparaten kaum zu erkennen. Auf Schnitten, welche noch vor der Lamina terminalis gelegen sind, also beide Hemisphären noch unverbunden treffen, habe ich das Trapezfeld [Area praecommissuralis, Wandabschnitt 3 meiner Monographie (Jenaische Denkschr., Bd. VI, p. 721)] sicher abzugrenzen vermocht. Die Fissura prima ist nämlich in diesem Stadium noch immer angedeutet. Dazu kommt, dass im Bereich der Fissura prima die charakteristische Rindenarchitektonik wie abgeschnitten endigt. Viel schwerer ist es, eine Grenze zwischen dem Trapezfeld und dem Tuberculum olfactorium zu finden. Eine Furche fehlt vollständig, und die Architektonik der Wand ist in beiden Theilen, soweit wenigstens die Anordnung der Kerne einen Einblick gewährt, nicht wesentlich verschieden.

Die soeben mehrfach erwähnte Architektonik des Palliums und Rhinencephalons (gegenüber dem Tuberculum olfactorium und dem Trapezfeld) besteht in folgender Schichtenanordnung. Dem Ventrikel zunächst liegt die Innenplatte. Auf diese folgen statt der leidlich einheitlichen Neuronalschicht der früheren Stadien jetzt 3 schon bei schwacher Vergrösserung sofort erkennbare Schichten. Die innerste und noch mehr die äusserste sind relativ kernarm, die mittelste ist kernreich und erscheint daher dunkler. Auf Fig. 65 hebt sie sich als dunkler Streif sehr scharf ab. Ich habe keinen Zweifel, dass es sich um die erste Anlage der Pyramidenschicht der Rinde handelt. An vielen Schnitten ist nochmals ein hellerer Streifen zwischen der Pyramidenschicht und der innersten Lage der Neuronalschicht zu erkennen (s. u.). Jedenfalls ist mit dieser Schicht nunmehr ein scharfes Charakteristikum der Rindenformation gegenüber der Tuberculum- und Trapezformation gegeben. Auf Fig. 65 sieht man in sehr charakteristischer Weise den Streifen an der lateralen Grenze der Substantia perforata anterior, welche hier bereits an Stelle des Tuberculum olfactorium liegt, sich auflösen. Sehr bemerkenswerth ist auch das Verhalten des Pyramidenstreifens an seinem anderen Ende, auf der Medialfläche. Er reicht hier nicht bis zur basalen (inneren) Lippe der Fiss. prima bezw. der Fiss. hippocampi, sondern endet bereits im Bereich der marginalen (dem Mantelrand näher gelegenen, also

1) Vergl. meine Abhandl. in den Verhandel. Ak. v. Wet. te Amsterdam, 1904.

äusseren) Lippe. Damit ist die Differenzirung des Hippocampusgebietes eingeleitet. Feinere histologische Feststellungen gestattete mir leider die Dicke der Schnitte nicht.

Ich kehre nunmehr zu den sonstigen Einzelheiten speciell der Fig. 65 zurück und möchte zuerst die Aufmerksamkeit auf die mauerartige Schicht lenken, welche der lateralen Oberfläche der Hemisphäre parallel sich basalwärts fast bis an die Substantia perforata verfolgen lässt. Sie hängt, wie Fig. 65 zeigt, unmittelbar mit der innersten Lage der Neuronalschicht zusammen. Ich bezeichne sie, um nichts zu präjudiciren, zunächst als Mauerschicht. Es unterliegt indes wohl keinen Zweifel, dass es sich um die erste Anlage des Linsenkernes, und zwar des Putamens handelt. Sie wird von zahlreichen Nervenfaserbündeln durchzogen. Interessant ist auch, dass der oben erwähnte hellere Zwischenstreif zwischen der Pyramidenschicht und der innersten Lage der Neuronalschicht sich basalwärts stark verbreitert; auch dies ergiebt sich sofort bei Betrachtung von Fig. 65. Das Corpus striatum lässt auf Fig. 65 sehr deutlich 3 Schichten erkennen: die sehr dunkel erscheinende, weil aus sehr dicht gedrängten chromatinreichen Kernen bestehende Innenplatte, eine fast ebenso dunkle, mittlere und eine wesentlich hellere, ziemlich schmale, jedoch medialwärts sich verbreiternde tiefe Schicht. Der helle Streifen, welcher unmittelbar unter der tiefen Schicht liegt, ist der vordere Schenkel der inneren Kapsel. Die inneren Glieder des Linsenkerns sind ebenfalls bereits zu erkennen.

Das Lumen des 3. Ventrikels zeigt jederseits in der Seitenwand je 2 Furchen. Ich möchte glauben (vergl. p. 265), dass es sich um den Sulcus Monroi und um den Sulcus intermedius lateralis handelt, hebe aber nochmals die Unsicherheit unserer Deutung dieser Furchen hervor. Der Sulcus opticus (Wurzelfurche der Augenblase) ist nur auf wenigen Schnitten gut ausgeprägt. Der Sulcus lateralis inferior s. fundi ventr. III lat. scheint auf Fig. 65 völlig zu fehlen (vergl. p. 261). Der Boden des 3. Ventrikels zeigt auf dem abgebildeten Schnitt (Fig. 65) nur e i n e mediane Furche. Auf etwas caudaleren Schnitten finden sich statt dessen zwei seitliche Bodenfurchen, je eine rechts und links. Sie sind mit der früher erwähnten seitlichen Bodenfurche identisch. Der Sulcus intermedius lateralis verschwindet weiterhin. Der Sulcus Monroi baucht sich erst weit aus, und alsdann erscheint in dieser Ausweitung ein sehr scharfer Einschnitt, welcher sehr an Fig. 60 erinnert. Erst noch etwas später tritt die Fossa thalami interna inferior auf und giebt dem oberen Abschnitt des Ventrikels die charakteristische Becherform. Der Sulcus intermedius lateralis ist in dieser Gegend bereits längst wieder verschwunden, auch der Boden zeigt bereits wieder nur e i n e Medianfurche. — Nähert man sich den Vierhügeln noch mehr, so nimmt die Fossa interna inferior an Tiefe ab, wird dabei aber zeitweise schärfer. Der Sulcus Monroi gleicht sich allmählich aus, geht aber dann ziemlich unvermittelt wieder in eine breitere Bucht über. Es lässt sich in diesem Stadium kaum entscheiden, ob diese Bucht als neue Furche oder als Fortsetzung des Sulcus Monroi aufzufassen ist. Ich bezeichne sie als Sulcus lateralis mesencephali internus. Basalwärts vom Sulcus Monroi erscheint etwa in derselben Gegend eine weitere Mulde, die man wohl am besten einfach als F o s s a h y p o t h a l a m i c a bezeichnet. Aus dem napfförmig entwickelten, der Fossa thal. int. inf. entsprechenden Abschnitt geht schliesslich die sehr wenig scharf abgesetzte Epiphyse hervor.

Das Lumen des M i t t e l h i r n ventrikels (Aquäducts) kann im Allgemeinen als deltoidförmig bezeichnet werden. Die beiden längeren Seiten des Deltoids liegen basal, die beiden kürzeren parietal. In den oralsten Ebenen weicht es dadurch von der Deltoidform ab, dass die obere Ecke des Deltoids abgestutzt und leicht ausgerundet ist; ferner sind die beiden seitlichen Ecken, welche dem Sulcus lateralis mesencephali internus entsprechen, flach abgerundet. Die Fossa hypothalamica gleicht sich schon sehr bald völlig aus. Spinalwärts erscheint das Deltoid breiter. Auch erscheinen spinalwärts die seitlichen Ecken auf eine kurze Strecke leicht abgestutzt, um sich dann umgekehrt sehr scharf zuzuspitzen. Der obere (parietale) Winkel des Deltoids ist in den spinalen Abschnitten nicht mehr abgestutzt, ausserdem wird er immer flacher, d. h. er nähert sich

immer mehr einem gestreckten. So kommt es, dass schliesslich das Lumen fast genau einem mathematischen Deltoid entspricht. **Fig. 66** (Taf. XLVIII) stellt diese Form dar; es ist jedoch dabei zu berücksichtigen, dass der Schnitt das Mittelhirn schief schneidet. Im hinteren Vierhügelgebiet stellt das Lumen ein quergestelltes Oval dar. Der grösste Querdurchmesser beträgt am oberen Eingang des Aquäducts 490 μ, im hinteren Vierhügelgebiet beträgt er noch fast 1500 μ. Die Weite des Kanals nimmt also spinalwärts beträchtlich zu.

Der Aufbau der vorderen Vierhügel ist in diesem Stadium schon sehr weit vorgeschritten. Ein Blick auf Fig. 66 lehrt, dass das tiefe Mark schon sehr gut entwickelt ist. Das centrale Grau ist relativ wenig mächtig. Auswärts vom tiefen Mark ist eine Schichtung nur unvollkommen angedeutet. Demgegenüber ist die Entwickelung der hinteren Vierhügel noch sehr rückständig.

Die Kleinhirnlamelle zeigt die Fossa interna lateralis ähnlich wie im letzten Stadium. Die seitlichen Mulden sind sehr seicht. Neu hinzugekommen ist eine leichte Kerbe der Aussenfläche, welche dem Seitenrand sehr nahe liegt. Histologisch lassen sich in den Seitenteilen wenigstens 5 Hauptschichten unterscheiden. Besonders auffällig ist die äusserst dichte Anhäufung von Kernen in den seitlichen Theilen der äusseren Körnerschicht. Gegen die Medianebene hin nimmt diese Anhäufung allmählich ab. An die äussere Körnerschicht schliesst sich eine breite zellarme Schicht. In der Medianebene folgt alsdann nur noch der Haupttheil der Neuronalschicht und die Innenplatte. In den Seitentheilen ist bereits ein Zerfall der Neuronalschicht in 2—3 Unterschichten zu erkennen.

Das basale Hinterhirn, also Pons und Oblongata, gestattet bereits fast in allen Beziehungen die für das Gehirn der erwachsenen *Echidna* charakteristische Anordnung der grauen Substanz zu erkennen. Die secundäre Rautenlippe ist noch deutlich vorhanden, doch ist die Umstülpung nicht mehr so erheblich wie im letzten Stadium. Der Sulcus medianus rhombi ist wesentlich flacher geworden. Die untere Olive lässt bereits deutlicher als im vorausgehenden Stadium mehrere Zellgruppen, vor allem eine dorsomediale und eine ventrolaterale erkennen. Die Fissura mediana anterior ist noch seichter als bei dem erwachsenen Thier. Die Kerne der einzelnen Nerven des Hinterhirns sind bereits sämmtlich scharf abgegrenzt. Die Faserformation des Pons fehlt noch vollständig. Auch von der Anwesenheit von Pyramidenfasern habe ich mich nicht sicher überzeugen können. Die Raphe zeigt schon etwa dieselbe relative Breite wie bei der erwachsenen *Echidna*. Der Sulcus limitans ist recht seicht. Die spinale Trigeminuswurzel reicht schon bis tief in die Oblongata. Strickkörper und Bindearm sind vorhanden. Der Sulcus restiformis (His) ist sehr seicht.

Embryo 50.

Dieser Embryo zeigt gegenüber dem Embryo 49 nur einen unverhältnissmässig geringen Entwickelungsfortschritt. Die Schnitte sind jedoch grösstentheils wesentlich besser ausgefallen als diejenigen der letzten Serie. Ich kann daher die für den Embryo 49 gegebene Schilderung noch in vielen Punkten ergänzen.

Ich beginne wiederum mit den frontalsten Hirnabschnitten. Im Bereich des Lobus olfactorius zeigt der Riechventrikel folgende Wandlungen: Anfangs ist er im Frontalschnitt etwa halbkreisförmig. Der Durchmesser des Halbkreises ist dorsolateralwärts gekehrt, der Halbkreisbogen ventromedialwärts. Auf den folgenden[1]) Schnitten stellt sich der Halbkreis mehr senkrecht, so dass sein Durchmesser fast rein lateralwärts gekehrt ist. Mit dem Uebergang in das Vorderhirn s. str. erfolgen alsdann erheblichere Umgestaltungen. Die Grundform ist diejenige eines rechtwinkligen Dreieckes, dessen Hypotenuse ventrolateralwärts gekehrt ist. Man kann also von einer medialen und einer parietalen (dorsalen) Kathete sprechen. Diese Bezeichnungen sollen auch im Folgenden festgehalten werden. Die Hypotenuse zeigt zuerst in ihrem oberen, später in

1) Alle diese Bezeichnungen setzen also eine Durchmusterung der Serie in der Richtung vom Stirnpol zum Occipitalpol voraus.

ihrem unteren Abschnitt eine in den Ventrikel einspringende Krümmung. Die parietale Kathete behält durchweg dieselbe Lage. Sie fällt medialwärts ein wenig ab. Sehr bedeutsam sind die Veränderungen, welche sich allmählich an der medialen Kathete abspielen. Sie erfährt zuerst eine winklige Einknickung, so dass an Stelle der geraden Linie ein stumpfer, mit dem Scheitel medialwärts gerichteter Winkel tritt. Im oberen Schenkel erfolgt alsdann eine zweite winklige Knickung, diese jedoch dergestalt, dass der Scheitel des Winkels lateralwärts, also ventrikelwärts gekehrt ist. Dieser einspringende Winkel ist nichts anderes als der Rest der Eminentia prima. Die Aussenfläche des Gehirns zeigt ihr genau entsprechend eine seichte Fissura prima, in welche sich ein Fortsatz der Hirnsichel hineinlegt und zwar so, dass er sie fast ganz ausfüllt. Ein Kunstproduct ist sonach nicht anzunehmen. Stellenweise erscheint die Fissura prima sogar fast etwas stärker ausgesprochen als bei dem jüngeren Embryo 49 (vergl. p. 274). Derartige leichte Verschiebungen in der Entwickelungsfolge sind durchaus nicht auffällig. Sie begegnen uns bei Betrachtung der Hirnentwickelung allenthalben in der ganzen Säugethierreihe.

Die Wanddicke ist am geringsten im Bereich der parietalen Kathete, am grössten im Bereich der Hypotenuse.

Die Fila olfactoria treten in 2 Hauptmassen an den Lobus olfactorius heran, und zwar in Ebenen, wo der Riechventrikel noch halbkreisförmig ist. Ein Theil tritt an der ventromedialen Ecke ein, ein anderer etwa in der Mitte der Basalfläche. Die Cappa olfactoria (Formatio bulbaris) hebt sich sehr deutlich ab. Innerhalb derselben ist auch das Stratum glomerulosum bereits zu erkennen, bemerkenswerth ist jedoch, dass dasselbe noch relativ gefässarm ist. Es folgt dann eine schmale Molecularschicht und hierauf die Schicht der Mitralzellen. Allerdings vermag ich, da mir spätere Stadien fehlen, nicht mit voller Bestimmtheit zu sagen, ob die etwas grösseren Kerne, welche man hier etwas vereinzelt unter den kleineren findet, wirklich den offenbar noch wenig differenzirten Mitralzellen zugehören. Des Weiteren folgt ein wohl ausgeprägtes Stratum granulosum, dessen Kerne sich gegen den Riechventrikel hin dichter zusammendrängen und so noch einen Rest der Innenplatte angedeutet erkennen lassen. In meinem Beitrag im Hertwig'schen Handbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte habe ich die photographische Abbildung eines solchen Schnittes durch den Lobus olfactorius gegeben.

Zum Studium der frontalen Palliumrinde eignet sich der Wandabschnitt der parietalen Kathete am besten, weil hier die Architektonik nicht durch die Bildung der centralen Ganglien beeinflusst ist. Der Entwickelungsfortschritt gegenüber Embryo 49 ist recht gering (vergl. p. 274). Immerhin kann man ausser der Innenplatte doch schon deutlicher innerhalb der Neuronalschicht eine mittlere etwas kernreichere und eine äussere und innere etwas kernärmere Schicht unterscheiden. Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass die äussere kernärmere Schicht später zur Molecularschicht der Rinde wird; die mittlere etwas kernreichere Schicht dürfte die beiden Schichten der Pyramidenzellen liefern. Aus der inneren kernärmeren Schicht entwickelt sich die weisse Substanz. Aus welcher Schicht die Körnerschicht der Rinde des erwachsenen Thieres hervorgeht, kann ich nicht mit Sicherheit sagen. Ebenso kann ich leider in Folge der Dicke der Schnitte nichts Zuverlässiges über die Structur der Kerne angeben.

Verfolgt man die soeben geschilderte Architektonik auf die mediale Fläche, so gelingt dies nur etwa bis zur Fissura prima. Die mediale Wand unterhalb der letzteren (streng genommen bereits die untere Lippe der F. prima) zeigt die typische Rindenarchitektonik nicht mehr. Es handelt sich um die p. 274 bereits besprochene Area trapezoides s. praecommissuralis. Eine Abgrenzung dieses Feldes gegen das basalwärts sich anschliessende Tuberculum olfactorium ist ebenso unmöglich wie bei Embryo 49.

Verfolgt man andererseits die frontale Palliumrinde auf der lateralen Fläche, so vermisst man wiederum eine scharfe Grenzfurche oder eine histologische Abgrenzung, welche der Fissura rhinalis (sc. lateralis) ent-

spräche. Auch der Beleg der Radiatio olfactoria hebt sich auf meinen Präparaten nicht so scharf ab, dass er zur Grenzbestimmung des Rhinencephalon gegen das Pallium verwendet werden könnte. Die Grenze zwischen Rhinencephalon und Tuberculum olfactorium ist besser zu erkennen; eine Furche (F. rhinalis medialis) ist allerdings kaum angedeutet, aber, wie bereits erwähnt, entbehrt das Tuberculum olfactorium ebenso wie die Area trapezoides der charakteristischen Rindenarchitektonik. Für das Tuberculum olfactorium scheint gegenüber der letzteren eine sehr oberflächliche, schmale, dichtgedrängte Zellschicht charakteristisch, auf welche centralwärts eine relativ zellarme Schicht folgt. Ich betone aber nochmals, dass die Präparate dieser Serie zu feineren histologischen Feststellungen ungeeignet sind.

Ich gehe nunmehr zu Schnitten über, welche bereits in das Bereich der Concrescentia primitiva fallen (von Objecttr. III, Schn. 2 ab). Das Vorderhorn zeigt die Hypotenuse ganz unverändert. Es unterliegt keinem Zweifel, dass es sich um das Corpus striatum handelt, und zwar entspricht speciell der ventralere Abschnitt der Hypotenuse, welcher jetzt etwas in das Vorderhornlumen vorspringt (vergl. p. 276), jedenfalls dem Crus metarhinicum im Sinne von His. Die parietale Kathete bleibt fast unverändert. Die mediale Kathete zeigt die p. 276 beschriebene, winklige Knickung jetzt noch viel schärfer ausgeprägt. Der obere Schenkel des Winkels enthält die Fissura und Eminentia prima, der untere Schenkel zeigt eine leichte ventrikelwärts einspringende Erhebung an seinem unteren Ende. Zwischen dem unteren Schenkel der medialen Kathete und der Hypotenuse schneidet ziemlich scharf die Bodenfurche des Vorderhorns ein. Auf den folgenden Schnitten öffnet sich das Foramen Monroi ziemlich genau im Scheitel des in Rede stehenden Winkels. Die Eminentia prima geht ganz unmerklich in die Eminentia hippocampi über. Medialwärts schlägt sie sich in die vordere Dachausstülpung des Zwischenhirns um (vergl. p. 257). Der untere Schenkel der medialen Kathete trifft mit seinem contralateralen Partner unter stumpfem Winkel zusammen. Diese Erhebung flacht sich jedoch sehr bald ab, so dass nunmehr zwischen den beiden Hypotenusen ein breiter ebener Medianstreifen liegt. Die Bodenfurche des Vorderhirns ist stumpfwinklig geworden. Weiter caudalwärts öffnet sich der Recessus praeopticus in den 3. Ventrikel. Der mediane Bodenstreifen zerfällt damit in zwei symmetrische Seitenwände, welche bereits als Hypothalamus angesprochen werden dürfen. Die Bodenfurche des Vorderhorns verläuft in der Mulde, welche den lateralen Haupttheil der Hypotenuse mit dem Hypothalamus verbindet. Der schmale Bodenstreifen zwischen den beiden Hypothalami zeigt eine seitliche Furche beiderseits. Ich glaube, dass in dieser nicht die seitliche Bodenfurche, sondern nur die Wurzelfurche der Augenblase von Fig. 38 (p. 255 ff.) zu suchen ist (s. unten).

Der Thalamus selbst liegt zunächst dorsal vom Foramen Monroi. Der Schluss des Foramen Monroi erfolgt in der Weise, dass das verdünnte Stück der medialen Hemisphärenwand, welches die untere Lippe der Fissura chorioidea bildet, ziemlich genau da, wo die Bodenfurche des Vorderhirns auslief, sich an den basalen Hemisphärenabschnitt mit sammt dem Thalamus anheftet. Wo die mediale Wandfläche des Thalamus mit dem Hypothalamus zusammenstösst, entsteht eine scharf einschneidende Furche, der Sulcus Monroi. Unterhalb des Sulcus Monroi springt der Torus hypothalamicus (vergl. p. 267) in die Ventrikellichtung ein. Den Wulst zwischen Fossa thalami int. inf. und Sulcus Monroi bezeichne ich als Torus intermedius.

Oberhalb des Sulcus Monroi liegt eine weitere Furche, welche der Thalamus schon vor seiner Verschmelzung mit dem Hypothalamus besitzt, und welche zusammen mit der lateralen Deckenfurche einen mächtigen Wulst begrenzt. Ich nehme an, dass die laterale Deckenfurche (**Fig. 67** [Taf. XLVIII]) als Fossa thalami interna superior und ein oberhalb des Sulcus Monroi gelegene nur streckenweise sichtbare Furche als Fossa thalami interna inferior aufzufassen ist, verweise aber nochmals auf die Erörterungen p. 257, 258, 261, 265, 267, 270, 271 und namentlich 275. Der Plexus chorioideus ventriculi tertii reicht stellenweise fast bis in das Niveau des Sulcus Monroi herab. Der in den Ventrikel vorspringende Wulst zwischen

Fossa thalami interna inferior und superior entspricht dem Tuber thalamicum von His[1]), die Fossa thalami interna superior dem Sulcus habenularis von His[2]). Zweckmässiger als Tuber thalamicum dürfte zur Vermeidung von Verwechslungen die Bezeichnung Torus thalamicus sein. Der Calix thalami ist damit verschwunden.

Das hiermit gewonnene Bild erhält sich nunmehr längere Zeit unverändert. Nur am Boden spielt sich eine charakteristische Veränderung ab. Die Wurzelfurche verkürzt sich caudal vom Chiasma mehr und mehr, und medialwärts von ihr zeigt sich auf dem Boden eine neue Furche. Der Boden erscheint dadurch, wenn man sich so ausdrücken will, dreizipflig. Diese neue Furche ist die seitliche Bodenfurche der Fig. 38 (s. oben). Da die Wurzelfurche alsbald völlig verschwindet, so zeigt der Boden nun auf einigen Schnitten ein einfach rechteckiges Bild. Dies ändert sich wieder durch den Ansatz des Recessus infundibuli, welcher beiderseits eine tiefe und scharfe Bodenfurche zeigt. Es kommt dadurch dasselbe an den Stiel eines Glases erinnernde Bild zu Stande, wie es im Bereich der stärksten Ausbildung der Wurzelfurche bestand. Es versteht sich von selbst, dass diese Aehnlichkeit leicht zu groben Verwechslungen führen kann. Sehr bemerkenswerth scheint mir auch, dass sich caudalwärts der Sulcus Monroi früher als die Fossa thalami interna inferior verflacht.

Die Fissura rhinalis lateralis wird auch auf Schnitten, welche durch die Infundibularregion gelegt sind, nicht deutlicher. Immerhin hebt sich jetzt das Rhinencephalon durch seine starke oberflächliche Faserlage ziemlich scharf gegen das Pallium s. str. ab. Die Substantia perforata anterior grenzt sich histologisch-architektonisch gegen das lateral gelegene Rhinencephalom schon ziemlich scharf ab, dagegen ist die Grenze gegen das oralwärts gelegene Tuberculum olfactorium noch sehr unbestimmt (wenigstens auf meinen Präparaten). Es ist nicht ausgeschlossen, dass auf Sagittalschnitten die histologische Grenze sich schärfer markiren würde. So viel lässt sich jedoch bestimmt sagen, dass die sehr oberflächliche schmale, aber dichte Zellschicht, welche für das Tuberculum olfactorium in diesem Entwickelungsstadium und bei der gewählten Vorbehandlung und Färbung der Stücke charakteristisch zu sein scheint, sich in der Substantia perforata anterior verliert.

Sobald die Infundibularregion caudalwärts überschritten ist, fällt auch die Abflachung des Torus hypothalamicus auf. Erst in den etwas caudaler gelegenen Theilen der Mamillarregion wölbt sich abermals ein Torus hypothalamicus stark in den Ventrikel vor. Es empfiehlt sich daher, einen Torus hypothalamicus anterior s. infundibularis und einen Torus hypothalamicus posterior s. mamillaris zu unterscheiden, zumal sich diese Doppelbildung bis hinauf zu den höchsten Placentaliern verfolgen lässt[3]).

Auf dem letzten Schnitt durch das Thalamusgebiet flacht sich sowohl der Torus thalamicus wie der Torus hypothalamicus posterior völlig ab. Mit der Abflachung des ersteren verschwindet die Fossa thalami interna inferior, während die Fossa thal. int. sup. sich noch erhält. Der Torus thalamicus und der Torus hypothalamicus werden also caudalwärts von einer Nische begrenzt, welche His auch bei dem Menschen gefunden und als Recessus geniculi bezeichnet hat. Der tiefste Theil des Recessus geniculi soll nämlich nach His bei dem Menschen der stärksten Vorwölbung der Aussenfläche oder dem Corpus geniculatum laterale entsprechen. Bei *Echidna* ist diese Vorwölbung der Aussenfläche unerheblich, indessen entspricht doch topographisch auch bei *Echidna* in der That die tiefste Stelle des Recessus geniculi ungefähr dem Corpus geniculatum laterale. — Der Boden hat inzwischen ebenfalls eine beträchtliche Wandlung durchgemacht. Er steigt gegen die Haubenwülste rasch und steil an, daher verkürzt sich auf successiven Schnitten das Lumen des 3. Ventrikels sehr rasch in parietobasaler (vertikaler) Richtung. Zugleich verschwindet die

1) Abh. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XV, p. 732.
2) Ibid.
3) Vergl. z. B. für den Menschen in der eben citirten Abhandlung von His Fig. 36.

seitliche Bodenfurche, und es bleibt nur eine kielförmige Medianfurche übrig. An Stelle der Einstülpung des Plexus tritt schliesslich eine einfache tiefe Furche im Dach des Thalamusgebietes. Zugleich vertieft und verengert sich die Fossa thalami interna superior sehr erheblich.

Der Uebergang in das Vierhügelgebiet vollzieht sich in der Weise, dass zunächst die Dachfurche und damit auch die ihr entsprechende, in den Ventrikel vorspringende Leiste sich mehr und mehr verflacht, zugleich aber das Dach sich erheblich verdickt und hierauf an Stelle der in den Ventrikel vorspringenden Leiste eine stumpfwinklige Innenfurche tritt; damit ist die Deltoidform des Aquäducts hergestellt. Die transversale Breite des Aquäducts steigt bis über 1300 μ. Sehr auffällig ist mir die sehr schwache Entwickelungder Epiphysenausstülpung. Allerdings lassen leider gerade die hier in Betracht kommenden Schnitte zu wünschen übrig.

Die Kleinhirnlamelle lässt ausser einer sehr seichten medianen äusseren Erhebung und einer tiefen medianen inneren Furche fast keine Modellirung erkennen. Eine Kleinhirnlippe ist am lateralen Rande nur oben angedeutet. Die Kernanhäufung in den seitlichen Theilen der äusseren Körnerschicht (vergl. p. 276) ist bereits sehr viel geringer geworden. Auch in dem medialen Bezirk ist die äussere Körnerschicht durchschnittlich nur noch 14 μ dick, allerdings ist die Dicke ziemlich erheblichen Schwankungen unterworfen. Auf die äussere Körnerschicht folgt eine zellarme Schicht, welche gegenüber dem letztbesprochenen Embryo wesentlich schmäler ist. Seltsamer Weise hat man täuschend den Eindruck, als ob zahlreiche tangential verlaufende Fasern hier ausliefen. Ein sicheres Urtheil gestattet die Dicke der Schnitte nicht. Hierauf folgt in den Seitentheilen eine ziemlich kernreiche breite, dann eine schmale lichte und hierauf wieder eine sehr kernreiche breite Neuronalschicht (vergl. p. 276). Die Innenplatte ist noch etwas schmäler als im letztbesprochenen Stadium.

Bezüglich des Hinterhirns ist Folgendes zu bemerken: In den distalsten Ebenen (z. B. Objecttr. VII, R. 1, Schn. 3) stösst die rechte und die linke Hälfte der Rautengrube in einem Winkel von ca. 70° zusammen. Der Sulcus limitans ist nur sehr schwach ausgeprägt. Die Rautenlippenbildung beschränkt sich fast ganz auf die sehr reducirte Innenplatte. Die Fissura mediana anterior ist kaum andeutungsweise vorhanden. Die Raphe bildet, wie übrigens auch im vorausgehenden Stadium, einen medianen Streifen, welcher sich basalwärts erheblich verbreitert und dem beiderseits eine dichte Kernschicht angelagert ist. Bemerkenswerth erscheint mir auch, dass sich in der peripherischsten Zone der Oblongata eine schmale, aber dichte Kernschicht findet.

Schreitet man in der Serie oralwärts fort, so wird der Winkel, in welchem die rechte und die linke Bodenhälfte der Rautengrube zusammenstossen, immer stumpfer. Schliesslich (Objecttr. VI, R. 1, Schn. 1) ist dieser Winkel fast zu einem gestreckten geworden. Die secundäre äussere Lippenfurche schneidet noch sehr scharf ein. Die Innenplatte setzt sich in eine sehr dichte Kernschicht fort, welche die basale Lippe der secundären äusseren Lippenfurche bildet und sich noch etwas über diese hinaus ventralwärts am Seitenrande der Oblongata hinzieht. Es scheint mir unzweifelhaft, dass diese Kernschicht in der That aus der Innenplatte stammt. Sie bedingt eine leichte Vorwölbung des lateralen Contours der Oblongata unmittelbar unterhalb der secundären äusseren Lippenfurche. Die Raphe behält durchweg ihre oben beschriebene Keilform bei. Die obere Olive hebt sich weiterhin medial vom Facialiskern scharf ab.

Sehr schwierig ist festzustellen, ob bereits eine Ponsfaserung in diesem Stadium existirt. Bestimmt kann ich nur sagen, dass das Corpus trapezoides bereits entwickelt ist. Wenn Ponsfasern überhaupt bereits vorhanden sind, sind sie jedenfalls sehr spärlich. Ebenso habe ich Pyramidenfasern nicht mit Sicherheit nachweisen können, während die beiden Schleifen sicher bereits vorhanden sind. Auf diese und alle anderen Fragen, welche die ontogenetische Entwickelung einzelner Bahnen und Kerne betreffen, werde ich erst in der 4. Abhandlung zurückkommen.

Embryo 51a.

Die Erhaltung des Centralnervensystems dieses Embryo ist so ungenügend, dass sichere Feststellungen fast ganz ausgeschlossen sind. Soweit Feststellungen überhaupt möglich sind, scheint der Entwickelungsfortschritt gegenüber Embryo 50 nicht erheblich. Nur die Sonderung der Rindenschichten im Bereich des Pallium erscheint etwas weiter vorgeschritten. Eine von mir im HERTWIG'schen Handbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte gegebene Abbildung mag hierzu als Beleg dienen.

C. Vergleich der Gehirn- und Rückenmarksentwickelung mit derjenigen der Marsupialier, Insectivoren und Rodentier einerseits und derjenigen der Sauropsiden, namentlich der Reptilien, andererseits.

a) Vergleichung mit den Sauropsiden, speciell den Reptilien.

Um Anknüpfungspunkte an die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems der Reptilien zu gewinnen, dürfte es sich empfehlen, in erster Linie die primitivsten, am wenigsten in divergenten Richtungen specialisirten Richtungen heranzuziehen. Unter diesen käme vor allem *Hatteria* in Betracht. Leider ist die Entwickelung des Centralnervensystems dieses interessanten Reptils noch fast unbekannt. Nur einige wenige Angaben finden sich in 2 werthvollen Arbeiten von DENDY[1]). Für die jüngsten und ältesten Stadien ist eine Vergleichung nicht möglich, da diese für *Echidna* fehlen. Ich muss mich daher auf wenige Bemerkungen beschränken.

Der *Echidna*-Embryo 40 ist bezüglich der Hirnentwickelung gegenüber dem von KUPFFER[2]) beschriebenen Blindschleichenembryo mit 40—50 Urwirbeln entschieden erheblich rückständig. Insbesondere ist die Abgrenzung der Hemisphären noch lange nicht so weit vorgeschritten. Im Uebrigen bietet der gesammte Bauplan eine frappante Aehnlichkeit (vergl. Fig. 6). Die Pars synencephalica diencephali (KUPFFER) ist bei *Echidna* wesentlich kleiner. Die Paraphysenbildung (*e'* der KUPFFER'schen Fig. 240) fehlt noch. Die Neuromerengliederung des Hinterhirns ist sehr ähnlich. Eine Homologisirung im Einzelnen ist allerdings bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse noch nicht möglich. Besonders instructiv ist ein Vergleich mit der KUPFFER'schen Fig. 242*a—g*. Man muss dabei nur die Verschiedenheit der Schnittrichtung berücksichtigen. Bei meinem Embryo 40 springt die mediane Nahtlinie des Telencephalon noch kielartig vor (Torus medianus externus prosencephali); der Verschluss und die Loslösung des Neuroporus ist offenbar erst vor Kurzem erfolgt. Demgegenüber findet sich bei dem KUPFFER'schen Embryo schon eine tiefe Medianspalte (vergl. auch Fig. 243). Ebenso kann bei meinem Embryo von einer Abgrenzung der Seitenventrikel noch kaum die Rede sein. In allen diesen Beziehungen steht der Embryo 40 dem von KUPFFER auf Fig. 238 abgebildeten *Anguis*-Embryo noch viel näher.



Fig. 6 (nach v. KUPFFER). *Anguis fragilis*. 40 bis 50 Urwirbel. Medianschnitt. 90:1. *t* Telencephalon, *hm* Umriss der Hemisphären, *e'* Paraphyse. *e* Epiphyse, *lt* Lamina terminalis, *ro* Rec. opticus, *p* Pars parencephalica, *s* Pars synencephalica diencephali, *M* Mesencephalon, *cd* Chorda, *hy* Hypophysis, *αα* hintere Grenze des Telencephalon, *sb* Scheitelbeuge.

1) On the development of the parietal eye and adjacent organs in *Sphenodon* (*Hatteria*). Quart. Journ. of Microsc. Sc., Vol. XLII, p. 111—153 und Outlines of the development of the Tuatara, *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctatus*. Ibid., Vol. XLII, p. 1—87.

2) Handb. d. vergl. u. exper. Entwickelungsgesch. d. Wirbelthiere, herausgeg. von O. HERTWIG, p. 216 ff.

Ein Vergleich mit DENDY's *Hatteria*-Embryonen lehrt Folgendes. Im Stadium L von DENDY ist der Canalis neurentericus bereits geschlossen. Auch die Hemisphärenentwickelung scheint bereits weiter vorgeschritten als bei meinem Embryo 40 (vergl. p. 46 der DENDY'schen Arbeit). Andererseits ist im Stadium K von DENDY, wie Fig. 77 von DENDY lehrt, die Loslösung des Prosencephalon vom Ektoderm im Bereich des Neuroporus noch nicht so weit vorgeschritten wie bei *Echidna*-Embryo 40. Auch die Vergleichung der übrigen Hirntheile lehrt, dass der *Echidna*-Embryo 40 hinsichtlich der Hirnentwickelung etwa zwischen das Stadium K und L von *Hatteria* fällt. Bezüglich des Canalis neurentericus verweise ich speciell auf Fig. 82 von DENDY (Stadium K). Die Form des Lumens des Centralkanals scheint wesentliche Verschiedenheiten darzubieten (vergl. Fig. 80 von DENDY).

Der *Echidna*-Embryo 42 entspricht, was die Hemisphärenentwickelung betrifft, ziemlich genau dem Stadium L von DENDY und wohl auch ungefähr der Blindschleiche mit 40—50 Urwirbeln in der Darstellung v. KUPFFER's[1]). Die von v. KUPFFER mit *e'* bezeichnete Ausstülpung an der Grenze von Telencephalon und Diencephalon (vergl. Fig. 242 *e*), welche er gewiss mit Recht als Paraphyse deutet, entspricht, wie ich bereits p. 250 erörtert habe, sehr genau der leichten vorderen Zuspitzung des hinteren Kuppelgebietes, welche das *Echidna*-Embryo 42 zeigt. Bei *Hatteria* soll die Paraphyse erst im Stadium N auftreten (DENDY, l. c. p. 71). Das Foramen Monroi ist um diese Zeit noch sehr weit.

Das *Echidna*-Embryo 43 zeigt namentlich in der deutlichen Entwickelung des Ammonswulstes einen wesentlichen Entwickelungsfortschritt. Da das Vorhandensein einer Fissura hippocampi bei den Reptilien noch sehr zweifelhaft ist (vergl. diese Denkschr., 1. Abh., p. 178 ff. und unten), so ist ein entwickelungsgeschichtlicher Vergleich vorläufig noch ganz unmöglich.

Für Embryo 44 ist vor allem das Auftreten der Fissura prima und Eminentia prima charakteristisch. Wann diese bei den Reptilien zuerst auftritt, ist leider noch nicht sicher festgestellt. Eine v. KUPFFER'sche Abbildung eines älteren Blindschleichenembryos (Fig. 252), bei welchem die Schuppenbildung bereits ein-

Fig. 7.

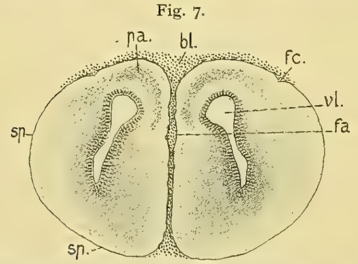


Fig. 8.

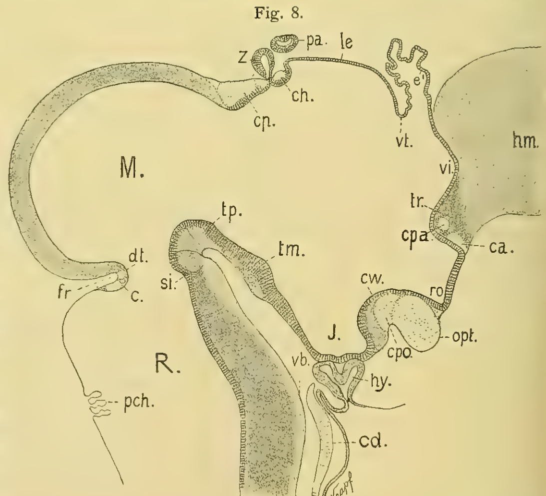


Fig. 7 (nach v. KUPFFER). Blindschleiche. Schuppenbildung eingeleitet in welligen Erhebungen des Integuments. 50 : 1. Querschnitt durch das Grenzgebiet des Hemisphaeriums gegen den Lobus olfactorius. *pa* Pallium, *sp* Subpallium, *fa* Fissura arcuata, *fc* F. collateralis, *vl* Seitenventrikel, *bl* Blutsinus.

Fig. 8 (nach v. KUPFFER). *Anguis fragilis*. Wirbelsäule und Schädelbasis, Septum interorbitale und Ethmoid knorpelig. Kopfgelenk ausgebildet. Zahnleiste in beiden Kiefern. 50 : 1. Bezeichnungen wie Fig. 6. Außerdem: *vi* Ventriculus impar., *tr* Torus transversus, *ca* Comm. anterior, *cpa* Comm. pallii ant., *opt* Chiasma opticum, *cpo* Commissurae postopticae, *le* Lamina ependymalis des Zwischenhirndaches, *ch* Comm. habenularis, *dt* Decussatio trochlearis, *c* Commissurae cerebellares, *cp* Comm. post., *R* Rhombencephalon, *tp* Tuberc. post sup., *tm* Tub. post. inf., *vt* Velum transversum.

1) Alle diese Vergleiche gelten natürlich nur für das Centralnervensystem.

geleitet ist, zeigt die Fissura prima (= F. arcuata in ihrem vorderen Theil) schon sehr deutlich (vergl. Fig. 7). Auch die Eminentia prima ist unverkennbar. DENDY's Abhandlung giebt leider über diese Punkte keine Auskunft. — Ausserdem beginnt bei Embryo 44 aber bereits die Einstülpung des Plexus chorioideus lateralis (vergl. p. 257). Leider ist auch der Zeitpunkt dieser Einstülpung für die Reptilien noch nicht sehr bestimmt. Es fehlen daher alle Vorbedingungen für eine Vergleichung der einzelnen Stadien. Ein sicher charakteristischer Unterschied macht sich jedenfalls schon jetzt in der Richtung geltend, dass bei *Echidna* das Zwischenhirn mehr und mehr von den Hemisphären in occipitaler Richtung überflügelt wird, während eine solche Ueberflügelung bei den Reptilien ausbleibt (vergl. z. B. Fig. 247 von v. KUPFFER = Fig. 8). In den Lagebeziehungen des Ventriculus impar stimmt *Echidna* noch im Wesentlichen mit den Reptilien überein und stellt sich wie diese in einen charakteristischen Gegensatz zu den Amphibien, wie ihn v. KUPFFER (l. c. p. 227) bereits festgelegt hat.

Besonderes Interesse beansprucht in diesem Stadium auch die Entwickelung der Hypophyse. Die Hypophysentasche besteht bei *Echidna* (vergl. p. 255) im Stadium 44 aus einem grösseren vorderen und einem kleineren hinteren Lappen. Der vordere Lappen legt sich in die Fossa hypophyseos, d. h. in die Einbuchtung zwischen Recessus postopticus und Recessus infundibularis, und umklammert in der bekannten Weise den Processus infundibularis[1]). Demgegenüber zeigt das Stadium L von *Hatteria* (DENDY, l. c. p. 47 und Fig. 90) die Hypophysentasche als eine ungetheilte und ungestielte Bucht; auch der Recessus infundibularis ist noch nicht abgegrenzt, wenigstens fehlt die Fossa hypophyseos noch vollständig. Selbst das Stadium N (vergl. Fig. 95 von DENDY) zeigt noch lange nicht die Entwickelung, wie sie der *Echidna*-Embryo aufweist. Ueber die folgenden Stadien fehlen ausreichende Angaben und Abbildungen. Etwas genauer ist die Entwickelung der Hypophyse von *Anguis fragilis* bekannt. Bei Embryonen von 40—50 Urwirbeln fehlt die Fossa hypophyseos und der Recessus infundibularis noch vollständig (vergl. z. B. v. KUPFFER, in: HERTWIG, Handb. d. vergl. u. exper. Entwickelungsgesch., Fig. 260, p. 240). Im weiteren Verlauf der Entwickelung zerfällt die Hypophysentasche ganz ähnlich wie bei *Echidna* in 2 Säckchen (vergl. v. KUPFFER, Fig. 247, p. 225). Dementsprechend scheint nach v. KUPFFER's Abbildung auch die Fossa hypophyseos in zwei seichte Nischen zu zerfallen. Dazu kommt späterhin eine weitere Abweichung, insofern bei *Anguis* die Hypophysentasche auch in der hinteren Wand des Infundibulum eine Grube (Fossa hypophyseos posterior) einzudrücken scheint (vergl. v. KUPFFER, Fig. 248, p. 226). Bei Ringelnatter-Embryonen von $2^1/_2$ Spiralwindungen ist die Fossa hypophyseos eben angedeutet (vergl. v. KUPFFER, Fig. 245 u. beistehende Fig. 9). Wie weit auch hier eine Theilung der Hypophysentasche vorkommt, ist nicht bekannt. Die Verhältnisse bei Lacerta gleichen

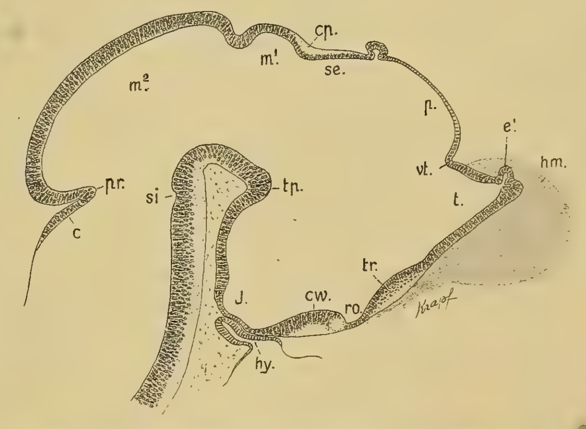


Fig. 9 (nach V. KUPFFER). *Coluber natrix.* Medianschnitt. 38:1. $2^1/_2$ Spiralwindungen. Augen noch nicht pigmentirt. Bezeichnungen wie Fig. 6 u. 8. *cw* Chiasmawulst, *J* Infundibulum, *tp* Tuberc. posterius, m^1, m^2 vorderer und hinterer Abschnitt des Mesencephalon, *pr* Plica rhombo-mesencephalica, *c* Lamina cerebellaris, *si* Sulcus interencephalicus posterior.

1) Bezüglich dieser Termini bemerke ich, dass ich stets den gesammten Trichterfortsatz als Processus infundibuli und den durch die Fossa hypophyseos abgegrenzten untersten Theil seines Lumens als Recessus infundibularis bezeichne (v. KUPFFER's Saccus infundibuli).

denjenigen bei *Anguis* in hohem Maasse. Die Fossa hypophyseos posterior scheint bei Lacerta auffällig tief zu sein. Die bezügliche Abbildung v. KUPFFER's (Fig. 265 u. beistehende Fig. 10) könnte zudem Zweifel wecken, ob die hintere Hypophysengrube wirklich als Impression eines Theiles der Hypophysentasche aufzufassen ist. Aehnliches zeigt auch die Abbildung, welche DENDY (l. c. Taf. XII, Fig. 28) von einem älteren *Hinulia*-Embryo giebt.

Auf einen feinen Entwickelungsunterschied, welcher ebenfalls in diesem Stadium nachweisbar sein müsste, hat neuerdings ROSSI[1]) aufmerksam gemacht. Er behauptet, dass bei den Reptilien neben der medianen Haupttasche von der Mundhöhle sich schon sehr früh zwei gesonderte Seitentaschen entwickeln, während bei den von ihm untersuchten (placentalen) Säugern diese Seitentaschen sich von der Haupttasche erst nachträglich — nach der Bildung eines Stieles — abzweigen sollen; die Vögel würden in diesem Punkte eine intermediäre Stellung einnehmen, jedoch den Mammaliern näher stehen. Diese Angabe stützt sich bezüglich der Reptilien auf die ausgezeichnete Arbeit GAUPP's[2]), bezüglich der Säuger auf CHIARUGI's[3]) Untersuchung an *Cavia*-Embryonen. STADERINI[4]) hat die Angaben von GAUPP in manchen Beziehungen bestätigt. Ich habe im Hinblick auf diese Thatsachen die *Echidna*-Serien einer genauen Durchsicht unterzogen. Danach scheint es, dass die Entwickelung der Seitenlappen bei *Echidna* wie bei den placentalen Säugern secundär ist.

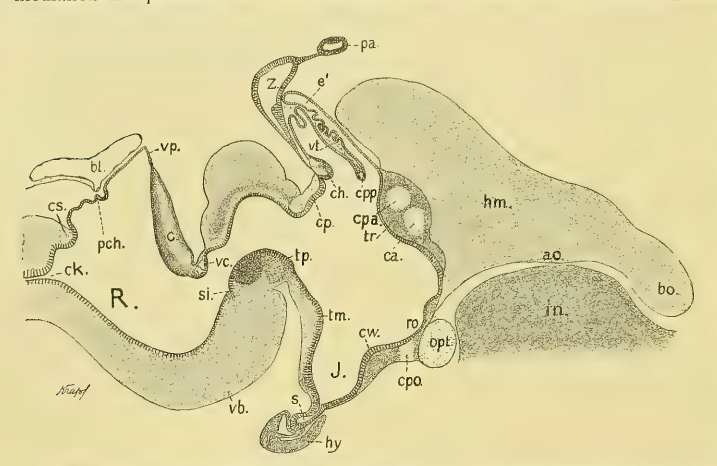


Fig. 10 (nach V. KUPFFER). *Lacerta vivipara*. 26:1. Schuppenbildung in welligen Erhebungen des Integuments eingeleitet. Zähne in Säckchen. Trachea mit Knorpelringen. Bezeichnungen wie vorige Figuren. *bo* Bulbus olfactorius, *ao* Area olfactoria, *in* Septum interorbitale.

Für den *Echidna*-Embryo 45 erübrigt sich eine specielle Vergleichung, da er gegenüber dem Embryo 44, abgesehen von der sich mehr und mehr entwickelnden Concrescentia primitiva (s. unten), keinen wesentlichen Entwickelungsfortschritt zeigt.

Für die *Echidna*-Embryonen 46 u. ff. gestaltet sich eine Vergleichung mit den Reptilien darum so schwierig, weil gerade für die späteren Stadien der Entwickelung des Reptiliengehirns fast alle Vorarbeiten in der Literatur fehlen[5]). Ich muss mich daher auf die Hervorhebung einiger mir besonders wichtig scheinender und bereits genügend aufgeklärter Punkte beschränken. Dabei muss *Hatteria* ganz ausscheiden, da DENDY die späteren Entwickelungsstadien kaum berücksichtigt.

1) Sui lobi laterali della ipofisi. Nota prel., Mon. zool. ital., 1896, u. Arch. di Anat. e Embr., 1902. Vergl. bezüglich der Vögel auch ECONOMO, Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. zu Wien, Bd. CVIII, 1899.

2) Ueber die Anlage der Hypophyse bei Sauriern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.

3) Sulla esistenza di una gemma bilaterale nell'abbozzo della ipofisi dei mammiferi. Mon. zool. ital., 1894.

4) I lobi laterali della ipofisi e il loro rapporto con la parete cerebrale in embrioni di Gongilus ocellatus. Mon. zool. ital., 1900.

5) Ich darf in dieser Beziehung daran erinnern, dass selbst V. KUPFFER sein Material „zu einer continuirlichen Darstellung der Hirnentwickelung" bei ein und derselben Reptilienart nicht ausreichend fand (l. c. p. 222).

Die Concrescentia primitiva ist bei dem *Echidna*-Embryo 44 bereits angedeutet. Bei Embryo 45 ist sie bereits ziemlich ausgedehnt (vergl. p. 262). In der Folge nimmt sie noch stark zu (vergl. p. 265, 269 etc.). Die ersten Commissurenfasern scheinen in ihr bei dem Embryo 47 aufzutreten und gehören der Commissura anterior an. Bei den Reptilien ist ein der Concrescentia primitiva entsprechender Verwachsungsvorgang noch nicht beschrieben worden, der Lage nach entspricht die Concrescentia primitiva jedenfalls zum grössten Theil dem Torus transversus der Reptilienembryonen in v. KUPFFER's Beschreibung. Auch insofern stimmt der Torus transversus mit der Concrescentia primitiva überein, als er wie diese die Commissura anterior enthält (vergl. v. KUPFFER, p. 227). Leider ist über die Entwickelung des Torus transversus der Reptilien nichts bekannt, speciell sagt v. KUPFFER nur (p. 222): „ventral tritt an der Lamina terminalis der Torus transversus auf", ohne zu erörtern, ob es sich um eine Verdickung der Lamina terminalis als solcher oder um eine wirkliche Verwachsung der medialen Hemisphärenwände handelt. Da übrigens v. KUPFFER (vergl. p. 219) eine Knickung der Lamina terminalis und eine Einbeziehung in die medialen Hemisphärenwände — wenigstens für ihren (L. t.) dorsalen — Abschnitt annimmt, so dürfte das soeben aufgeworfene Dilemma für v. KUPFFER viel von seiner Schärfe verlieren. Immerhin hätten an dieser Stelle weitere Untersuchungen einzusetzen. Einstweilen halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass der Torus transversus der Reptilien nicht nur topographisch mit der Concrescentia primitiva übereinstimmt, sondern auch entwickelungsgeschichtlich in seinem Haupttheil mit ihr homolog ist.

Die Fissura rhinalis lateralis (vergl. namentlich p. 248, 250, 254, 256, 264 etc.) ist vielleicht schon bei dem *Echidna*-Embryo 42 angedeutet. Ihr Homologon bei den Reptilien ist noch nicht mit Sicherheit festgestellt. v. KUPFFER (p. 231) hält für sehr wahrscheinlich, dass die von EDINGER als Fossa collateralis bezeichnete[1]) Furche des Reptiliengehirns, welche bei *Anguis*-Embryonen, bei denen die Schuppenbildung in welligen Erhebungen des Integuments schon eingeleitet ist, bereits sehr deutlich ist, der Fissura rhinalis lateralis der Säuger entspricht, wünscht aber noch genauere Feststellung. Ich habe mich vor längerer Zeit bereits in ähnlichem Sinne ausgesprochen (Jen. Denkschr., Bd. VI, p. 177) und muss auf meine analogen Auseinandersetzungen verweisen. Speciell ist auch ein Vergleich des *Perameles*-Gehirns (vergl. Fig. 90 meiner soeben citirten Arbeit) mit dem Reptiliengehirn entscheidend. Die in Rede stehende Furche entspricht bei *Anguis*-Embryonen streckenweise einer Vorwölbung der Ventrikeloberfläche, wie das namentlich aus Fig. 252a von v. KUPFFER hervorgeht. Diese Vorwölbung halte ich für das Epistriatum im Sinne EDINGER's. Ich komme daher vorläufig zu dem Schluss, dass dieses dem Crus epirhinicum von *Echidna* entspricht; selbstverständlich sind zur definitiven Klärung weitere systematische Untersuchungen über die Entwickelung des Reptiliengehirns, am besten des *Hatteria*-Gehirns unerlässlich.

Die Homologie der Paraphyse ist bereits oben mehrfach besprochen worden. Es bedarf nur noch der Hervorhebung, dass das *Echidna*-Gehirn in seiner weiteren Entwickelung vom Reptiliengehirn sich insofern sehr charakteristisch unterscheidet, als die Bildung des Plexus chorioideus ventriculi tertii bei dem *Echidna*-Gehirn mehr und mehr überwiegt und dadurch sowohl die Ausprägung der Paraphyse wie die Ausprägung eines Velum transversum verwischt wird.

Die Homologie der von v. KUPFFER für die Entwickelung des Reptiliengehirns beschriebenen grauen Körper *m* und *m'* ist nicht ohne weiteres gegeben. v. KUPFFER bezeichnet den oberhalb der Fissura chorioidea gelegenen als Corpus mediale hemisphaerii; er entspricht der Lage nach dem Ganglion septi des Frosches (GAUPP). Den unterhalb der Fissura chorioidea gelegenen bezeichnet er als Corpus praecommissurale. Oberhalb des Corpus mediale hemisphaerii liegt die Fissura prima (vergl. Fig. 255). Unter-

1) Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 6. Aufl., 1900, p. 182.

halb des Corpus praecommissurale liegt der Torus transversus, und zwar speciell die in diesem enthaltene Commissura pallii anterior. Ausdrücklich sagt v. KUPFFER, dass „sich die Corpora praecommissuralia median vereinen und auf den Torus transversus übergehen, dessen dorsale, über den Commissuren gelegene Kuppe bildend (vergl. Fig. 256 und die Schlussbemerkung p. 246; vergl. auch beistehende Fig. 11). Vergleicht man hiermit die Entwickelung des *Echidna*-Gehirns, so möchte ich nur auf die Möglichkeit hinweisen, dass das Corpus mediale hemisphaerii der Eminentia praechorioidea (vergl. p. 256 u. 264 ff.) entspricht. Man muss dabei nur berücksichtigen, dass bei dem Reptiliengehirn die Eminentia prima (= Eminentia medialis von v. KUPFFER) sehr viel stärker entwickelt ist und daher die Eminentia praechorioidea (eben das Corpus mediale hemisphaerii) gegen den Ventrikel zu völlig überwölbt, so dass es ganz von der Ventrikeloberfläche abgedrängt wird. Das Corpus praecommissurale betrachte ich wenigstens zum Theil als ein Homologon der Concrescentia primitiva. v. KUPFFER selbst betrachtet das Corpus mediale hemisphaerii als Homologon der Fascia dentata (p. 238), wobei er sich auf eine Abbildung eines fötalen *Ornithorhynchus*-Gehirns von ELLIOT SMITH stützt. Ich möchte bezüglich dieser weitergehenden Homologie vorläufig noch einige Zurückhaltung empfehlen, bis die histologische Weiterentwickelung der von mir als Eminentia praechorioidea beschriebenen grauen Masse bezw. die Ontogenese der Fascia dentata bei den Monotremen aufgeklärt ist. ELLIOT SMITH hat überhaupt nur ein einziges Stadium beschrieben, und in meinen Untersuchungen bei *Echidna* fehlen die älteren Stadien. Vorsicht scheint mir um so mehr geboten, als nicht ausgeschlossen ist, dass derjenige Rindenabschnitt, welcher architektonisch der Fascia dentata entspricht, im Laufe der phylogenetischen Entwickelung von den Reptilien bis zu den Säugern seine Lage zur Fissura hippocampi (bezw. auch zur Fissura prima) allmählich wesentlich geändert hat. Wie ich sehe, ist neuerdings auch LEVI zu ähnlichen Anschauungen gekommen[1]). Wenn man diese Bedenken nicht theilt und schlechthin die Wulstung *G* bezw. das Corpus mediale hemisphaerii mit der Fascia dentata homologisirt, so würde man dann consequenter Weise die Fissura arcuata des Reptiliengehirns auch in ihrem hinteren Abschnitt als Fissura hippocampi auffassen müssen. Wenn man hingegen die hervorgehobenen Bedenken theilt, so wird man unbeschadet der Auffassung des vorderen Abschnittes der Fissura arcuata als Fissura prima doch noch bezweifeln können, ob der hintere, viel feinere Abschnitt der Fissura arcuata als Fissura hippocampi und nicht vielmehr, wie ich dies früher bereits bemerkt habe (l. c. p. 179), als Sulcus fimbriodentatus zu deuten ist[2]).

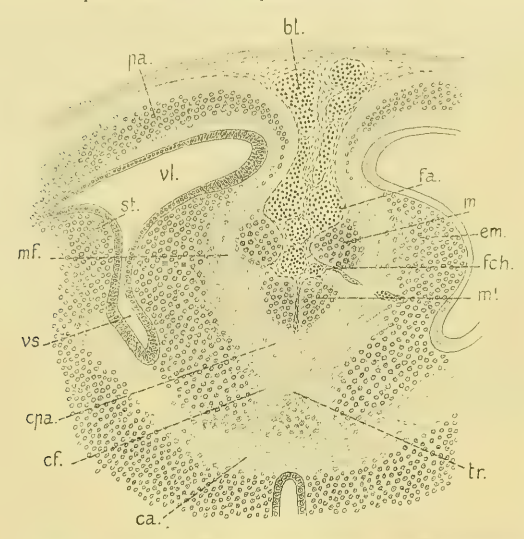


Fig. 11 (nach v. KUPFFER). Blindschleiche. Dasselbe Stadium wie Fig. 7. 100:1. *cf* Columna fornicis, *m* Corpus mediale, *m*¹ Corpus praecommissurale, *vs* sagittale Ventrikelspalte, *mf* medialer Faserzug, *em* Eminentia medialis hemisphaerii, *st* Corpus striatum. Sonst dieselben Bezeichnungen wie in den letzten Figuren.

1) Sull' origine filogenetica della formazione ammonica. Arch. di Anat. e di Embr., Vol. III, 1904, Fasc. 1, p. 234—247.

2) Zum Verständniss dieser Ausführungen füge ich noch hinzu, dass nach meiner Ansicht EDINGER (Abh. d. Senck. Naturf. Gesellsch., 1896) bei dem erwachsenen Reptiliengehirn die Bezeichnung Area parolfactoria (= Area Brocae) nicht richtig verwendet hat, es müsste wohl allenthalben Area trapezoides heissen.

Sehr viel einfacher liegen die Vergleichsverhältnisse bezüglich der Entwickelung des Corpus striatum. Die Uebereinstimmung springt sofort in die Augen. Die Homologie des Crus epirhinicum wurde oben bereits berührt. Wie weit auch in der Entwickelung des Reptiliengehirns wie in derjenigen des *Echidna*-Gehirns (vergl. p. 256 ff., 265 ff.) ausserdem eine Pars medialis (Crus metarhinicum) und eine Pars lateralis (Crus mesorhinicum) zu unterscheiden ist, steht noch dahin. v. KUPFFER spricht l. c. p. 241 von 2 Gipfeln des Corpus striatum, indessen glaube ich diese nach Fig. 260 beide zur Pars medialis rechnen zu müssen. Insbesondere würde es interessant sein, die Entwickelung des Cheloniergehirns, bei welchem bekanntlich dauernd ein Mesostriatum (EDINGER) zwischen Striatum und Epistriatum abgegrenzt bleibt, in dieser Beziehung näher zu verfolgen.

Die von v. KUPFFER p. 241 als *k* bezeichnete Erhebung der Hemisphärenwand deckt sich mit der von mir beschriebenen Erhebung *V* des embryonalen *Echidna*-Gehirns (vergl. p. 257). Leider habe ich die weitere Entwickelung nicht sicher verfolgen können. Ich möchte die Möglichkeit, dass es sich sowohl bei *k* wie bei *V* um die rückläufige Umbiegung des Ammonswulstes handelt, nicht vollständig ausschliessen. Dass v. KUPFFER bei dem embryonalen Reptiliengehirn die Eminentia prima und den Ammonswulst nicht genügend unterscheidet, bedarf nach dem Vorausgegangenen keiner Hervorhebung.

Die von v. KUPFFER beschriebenen (l. c. p. 241) paarigen Blindsäcke, in welche sich die ependyme Dachplatte des Zwischenhirns frontalwärts ausstülpt, scheinen *Echidna* zu fehlen.

Die Bildung des Sulcus Monroi zeigt im Wesentlichen eine sehr erhebliche Uebereinstimmung. Eine Homologisirung der einzelnen Wandfurchen des 3. Ventrikels ist im Uebrigen zur Zeit noch nicht möglich. Besonders lehrreich ist ein Vergleich der v. KUPFFER'schen Fig. 261 (siehe beistehende Fig. 12) mit meinen Tafelfiguren, namentlich z. B. Fig. 60. v. KUPFFER nimmt an, dass der Wulst oberhalb des Sulcus Monroi den Ort darstellt, wo es später zur Bildung der Commissura mollis s. Massa intermedia [wenigstens bei den meisten Reptilien[1]] kommt. Nach EDINGER würde man von einem Nucleus diffusus, eventuell auch N. reuniens sprechen können. Auch bei meinem ältesten *Echidna*-Embryo ist es noch nicht zu einer solchen Annäherung der beiden Wülste gekommen wie bei dem *Anguis*-Embryo der v. KUPFFER'schen Fig. 261, es unterliegt indes wohl keinem Zweifel, dass auch bei *Echidna* an derselben Stelle, also zwischen der Fossa thalamica int. inf. und dem S. Monroi (vergl. p. 270) die Commissura mollis zur Entwickelung gelangt. Die Fossa thalamica interna inf. ist bei den *Echidna*-Embryonen wohl durchgehend etwas besser ausgeprägt als bei den Reptilienembryonen. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass bei den Reptilien das Ggl. habenulae stärker entwickelt ist und daher die Nische der Fossa thalamica interna mehr ausgleicht. Die Fossa thalamica interna superior ist bei den *Echidna*-Embryonen und bei den Reptilienembryonen etwa in gleicher Weise ausgeprägt. Dass die oben

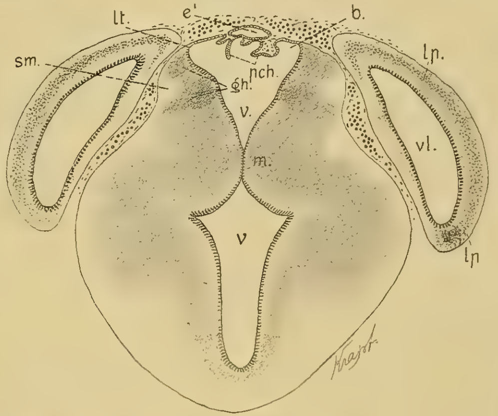


Fig. 12 (nach v. KUPFFER). *Anguis*. Querschnitt durch das Diencephalon und die Lobi posteriores der Hemisphären. 50:1. *lp* Lobus posterior hemisphaerii, *vl* Ventriculus lateralis, *e'* Paraphysis, *b* Blindsäcke, *pch* Plexus chorioideus, *lt* Taenia thalami, *sm* Stria medullaris, *m* Massa intermedia, *v* Ventriculus tertius, *gh* Ganglion habenulae.

1) Schlangen, Krokodilen und Schildkröten. Das Verhalten der Saurier ist zweifelhaft. Vergl. EDINGER, Abh. Senck. Naturf. Ges., 1899, p. 175. (Saurier Z. 9 von oben ist wohl Druckfehler.)

(p. 287) erwähnten, von der Fossa thalamica interna superior frontalwärts sich vorstülpenden Blindsäcke, in welche bei den Amphibien sich auch die Habenularganglien zum Teil einlagern, bei *Echidna* verkümmert sind, wurde bereits erwähnt.

Auf das starke Zurückbleiben der Epiphysenentwickelung bei *Echidna* braucht nur kurz hingewiesen zu werden.

Bezüglich des Mittelhirns wurden einige interessante Punkte bereits an früheren Stellen hervorgehoben. Vergl. p. 259.

Ich weise nur im Anschluss an die früheren Bemerkungen noch auf die Abbildung des Medianschnittes eines spätembryonalen *Lacerta*-Gehirns bei v. Kupffer (Fig. 265) hin. Hier zeigt das Mittelhirndach 3 Absätze, welche sich bei *Anguis* nicht finden. So naheliegend die Vergleichung dieser 3 Absätze mit den Andeutungen von Segmentation im Mittelhirn der *Echidna*-Embryonen scheinen mag, halte ich sie doch noch für zu unsicher, als dass eine nähere Erörterung sich lohnte.

Die Entwickelung der Kleinhirnlamelle der Reptilien ist noch so wenig bekannt, dass eine Vergleichung unmöglich ist. Die Uebereinstimmung in der groben morphologischen Entwickelung ist jedenfalls erheblich. Ebenso scheint die Entwickelung des Tegmen myelencephali innerhalb der von mir beschriebenen Stadien keine nennenswerthe Abweichung zu zeigen. Die Beschreibung, welche v. Kupffer von der Bildung des Plexus des 4. Ventrikels bei *Anguis* giebt (p. 243 ff.), kann in den wesentlichen Punkten fast ohne Abänderung auf *Echidna* übertragen werden. Für eine genauere Vergleichung ist sie nicht eingehend genug. Ebenso fehlen für eine Vergleichung der Neuromeren des Rautenhirns zur Zeit noch die thatsächlichen Unterlagen.

Bezüglich der Rückenmarks-Entwickelung wäre es namentlich interessant, festzustellen, ob der quere dorsale Schenkel des Centralkanals, welchen v. Kupffer bei *Coluber natrix* und *Coronella austriaca* beschreibt und bei *Anguis* und *Lacerta* vermisst (p. 265), sich bei *Echidna* findet; zur Entscheidung dieser Frage ist jedoch auch mein jüngster *Echidna*-Embryo zu alt. Im weiteren Verlauf tritt ganz ähnlich wie bei *Echidna* auch eine mittlere Verengerung des Centralkanals auf. Den Gaskell'schen segmental geordneten peripherischen Zellkern der Saurier vermochte ich bei den *Echidna*-Embryonen nicht sicher nachzuweisen. Zieht man auch das Hühnchen zum Vergleich heran, so ergeben sich noch viel weitergehende Analogien in der morphologischen Entwickelung des Rückenmarks. Ich hoffe auf diese Frage zurückzukommen, sobald ich über eine geschlossene Reihe vollständiger Serien von Reptilien verfüge.

b) Vergleichung mit den Mammaliern, speciell den Insectivoren.

Da ich zugleich in Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbelthiere eine Darstellung der vergleichenden Hirn- und Rückenmarksentwickelung der Säuger veröffentliche, so hebe ich hier nur die wichtigsten Punkte hervor.

Ein Vergleich mit der Entwickelung von *Ornithorhynchus* ist zur Zeit noch nicht ausführbar, da, wie bereits erwähnt, für *Ornithorhynchus* nur ein Stadium, welches Elliot Smith kurz beschrieben hat, bekannt ist. Kaum günstiger sind zur Zeit die Aussichten eines Vergleiches mit den Marsupialiern. In meiner oben citirten Arbeit sind die spärlichen Angaben, welche die Literatur bietet, zusammengestellt. Einzelne Angaben von Beard und Broom über die Rückenmarksentwickelung der Marsupialier weisen jedenfalls auf eine weitgehende Uebereinstimmung hin. Die Hirnentwickelung der Marsupialier kann als völlig unbekannt bezeichnet werden.

Wir sind daher auf einen Vergleich mit den Aplacentaliern angewiesen, und zwar kommen unter diesen in erster Linie die Insectivoren in Betracht. Die ausgezeichnete Monographie GROENBERG's [1]) über die Entwickelung des Igelgehirns ermöglicht für die Insectivoren eine eingehende Vergleichung. Ich lege diese Arbeit daher der folgenden Besprechung zu Grunde. Für das Rückenmark des Igels fehlen leider entsprechende Untersuchungen noch ganz.

GROENBERG beschreibt folgende Stadien in der Entwickelung des Igelgehirns:

Stadium	Länge des Embryos	Stadium	Länge des Embryos
A	4 mm	E	20 mm
B	8 „	F	26 „
C	11 „	G	37 „
D	15 „		

Mein *Echidna*-Embryo 40 dürfte im allgemeinen bezüglich der Hirnentwickelung einem Igelembryo zwischen Stadium A und B entsprechen. Im Stadium A fehlt nämlich z. B. die Abgliederung des Hemisphärenhirns noch vollständig, während sie im Stadium B bereits ziemlich weit vorgeschritten ist. Die Fissura chorioidea tritt bei dem Igel im Stadium C auf, und zwar ist sie hier schon ziemlich weit ausgebildet. Im Stadium B fehlt sie noch. Von meinen *Echidna*-Embryonen zeigt der Embryo 44 die ersten Spuren. Auf Grund dieser und anderer Thatsachen glaube ich, dass mein Embryo 44 bezüglich der Hirnentwickelung im Allgemeinen einem Igelembryo zwischen dem Stadium B und C entspricht. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass bezüglich der Anlage der Fissura und Eminentia prima sowie der Ammonsfurche und des Ammonswulstes die *Echidna*-Embryonen den Igelembryonen unverhältnissmässig — d. h. nicht im Verhältniss zur Entwickelungsgeschwindigkeit anderer Hirntheile — vorauseilen. Die Ammonsfurche tritt nämlich bei dem Igel erst im Stadium D auf, während sie bei *Echidna* schon im Stadium 42 auftritt (noch etwas vor der F. prima, vergl. p. 250 und 254). Ich verweise jedoch auf meine Bemerkung p. 261 über die Wahrscheinlichkeit individueller Verschiedenheiten. Der Plexus chorioideus medius taucht bei dem Igel zwischen dem Stadium D und dem Stadium E auf. Bei *Echidna* tritt er zuerst im Stadium 46 auf. Auch in anderen Beziehungen entspricht letzteres dem Stadium E des Igels, bezw. einem Zwischenstadium zwischen D und E. Die Concrescentia primitiva beginnt bei dem Igel bereits im Stadium B, bei *Echidna* dürften die ersten Spuren im Stadium 44 nachzuweisen sein. Die Bildung des Plexus chorioideus lateralis ventriculi quarti zeigt sich bei dem Igel zuerst im Stadium C. Bei *Echidna* finde ich sie zuerst im Stadium 44. Damit ergäbe sich wiederum eine ähnliche Vergleichung, wie sie oben schon angegeben wurde.

Nach dieser zeitlichen Stadienvergleichung gehe ich zu den Verschiedenheiten der morphologischen Entwickelung selbst über. Diese zerfallen in zwei Gruppen. Die erste Gruppe umfasst Verschiedenheiten, welche nicht nur die Entwickelung betreffen, sondern auch im ausgebildeten Gehirn bestehen bleiben. Die zweite Gruppe umfasst Verschiedenheiten, welche nur im Laufe der Entwickelung hervortreten, sich aber später mehr und mehr ausgleichen. Zu der ersten Gruppe gehört z. B. die eigenartige, fast die ganze Medialfläche einbeziehende Entwickelung der Hippocampusformation bei *Echidna*. Das Interesse, welches sich an diese Verschiedenheiten knüpft, ist vorwiegend nicht speciell-entwickelungsgeschichtlich. Die Verschiedenheiten der zweiten Gruppe werden im Folgenden besonders hervorgehoben werden.

α) Primäres Vorderhirn.

Die Entwickelung des Palliums ist, soweit die von mir untersuchten Stadien in Betracht kommen, ausserordentlich ähnlich. Seine Scheidung von dem Rhinencephalon durch die Fissura rhinalis

1) Die Ontogenese eines niederen Säugergehirns nach Untersuchungen an *Erinaceus europaeus*. Zool. Jahrb., Abt. 1, Anat. u. Ontog., 1901, Bd. XV, Heft 1 u. 2, p. 261—384.

(lateralis) ist im Stadium F bei dem Igel äusserlich noch nicht markirt. Bei *Echidna* sind allerdings ihre ersten Spuren vielleicht bis Embryo 42 zurückzuverfolgen (vergl. p. 249), andererseits ist sie jedoch auch bei meinen ältesten *Echidna*-Embryonen noch nicht scharf ausgeprägt, und auch histologisch ist bei den letzteren die Abgrenzung des Palliums vom Rhinencephalon — wenigstens bei der gewählten Härtung und Färbung — noch sehr unsicher (vergl. p. 254 und 277 ff.). Daraus ergiebt sich der interessante Schluss, dass sowohl bei dem Igel wie bei *Echidna* die scharfe Differenzirung von Pallium und Rhinencephalon, welche man jetzt der Gesammteintheilung zu Grunde zu legen pflegt, erst unverhältnissmässig spät eintritt. Es liegt vom principiellen Standpunkt sehr nahe, hieran die weitere Schlussfolgerung zu knüpfen, dass diese Differenzirung phylogenetisch nicht so alt ist, wie man seither annahm. Es erscheint vielmehr wenigstens fraglich, ob die Uebertragung der Begriffe Pallium und Rhinencephalon auf die niederen Vertebraten (z. B. schon auf die Reptilien) ohne weiteres zulässig ist.

Die Fissura chorioidea bietet keine wesentlichen Verschiedenheiten.

Die Ammonsfurche[1]) des Igels und der *Echidna* stimmt auf den in Rede stehenden Entwickelungsstufen beinahe mehr überein als bei dem erwachsenen Thier. Die Beschreibung GROENBERG's ist insofern zu einem Vergleich im Einzelnen ungeeignet, als er nicht ausreichend zwischen der Fissura prima (vordere Bogenfurche, HIS) und der Ammonsfurche selbst, also der Fissura hippocampi (hintere Bogenfurche, HIS) unterscheidet. Bekanntlich ist bis in die neueste Zeit von manchen Autoren (HOCHSTETTER, GOLDSTEIN) behauptet worden, dass die Fissura prima überhaupt nur ein Kunstproduct sei. Ich halte mit HIS weder die Identification der Ammonsfurche und der Fissura prima noch gar die Leugnung der letzteren für gerechtfertigt. Es ist gewiss von grosser Bedeutung, dass schon bei *Echidna* die Fissura prima in ganz constanter und charakteristischer Lage nachzuweisen ist und dass sie schon bei ihrem ersten Auftreten einen Zipfel mesodermalen Gewebes in sich birgt. Nach den Auseinandersetzungen p. 258 ist mir auch eine getrennte Anlage der beiden Furchen bei *Echidna* unzweifelhaft. Wenn GROENBERG (p. 280) eine Theilung der Bogenfurche in zwei Anlagen vermisst, so möchte ich annehmen, dass er irrthümlich das Zusammenstossen der beiden Furchen als eine gemeinschaftliche Anlage aufgefasst hat. Natürlich wäre es von grösstem Interesse, festzustellen, wie weit auch der architektonische Aufbau des Palliums im Bereich der beiden Furchen verschieden ist bezw. sich früher oder später verschieden gestaltet. Aus meinen Angaben (z. B. p. 277) geht hervor, dass eine solche tektonische Verschiedenheit sich in der That schon im frühen Embryonalleben zeigt, insofern einwärts von der Fissura prima die abweichende Architektonik der Area trapezoidea nachzuweisen ist. Die auswärts von der Fissura prima gelegene Area Brocae s. parolfactoria scheint sich erst viel später zu differenziren.

Die Concrescentia primitiva zeigt bei *Echidna* und *Erinaceus* auf den untersten Entwickelungsstufen ein sehr ähnliches Verhalten. Die Untersuchung späterer Entwickelungsstufen würde hier wahrscheinlich sehr erhebliche Divergenzen, namentlich im Zusammenhang mit der Commissurenbildung, aufdecken.

Die Histogenese der Palliumwand gestaltet sich nach GROENBERG bei dem Igel folgendermaassen. Schon auf dem Stadium B ist eine Scheidung in eine äussere und eine innere Schicht insofern angedeutet, als erstere nicht so kernreich ist wie letztere. Bei *Echidna* wurde eine ähnliche Scheidung von mir ebenfalls beobachtet (Embryo 42, p. 250). Es ist nur zu beachten, dass ausserhalb der kernarmen

1) GROENBERG nennt sie auch in Anlehnung an F. SCHMIDT Randfurche (l. c. p. 279). Da bis in die neueste Zeit (z. B. OBERSTEINER, Anleitung bei dem Stud. d. Baues d. nerv. Centralorg., 4. Aufl., p. 107) auch die Fissura chorioidea gelegentlich als „Randspalte“ bezeichnet worden ist, dürfte sich empfehlen, diese Bezeichnung ganz fallen zu lassen. Ebenso ist die Bezeichnung „Bogenfurche“ Missverständnissen ausgesetzt.

Schicht noch ein kernfreier Randschleier liegt. Auf dem Stadium D findet GROENBERG eine weitere Differenzirung: in der kernärmeren äusseren Schicht, nur wenig unter der äusseren Oberfläche tritt eine anfangs ganz dünne Lage dichtgedrängter Zellen auf. Zwischen dieser Lage und der Oberfläche befindet sich eine dünne, kernarme Schicht, in welcher sich später Nervenfasern reichlich entwickeln sollen. GROENBERG erblickt hierin die Bildung der Molecularschicht. Die dichtgedrängten Zellen der zweiten (d. h. wohl der äusseren) Schicht sollen zu Pyramidenzellen werden (p. 282). Bei *Echidna* ist ein ähnlicher Zustand gleichfalls nachweisbar, ich verweise in dieser Beziehung auf die Schilderung des Aufbaues der Palliumwand bei Embryo 45 (p. 262). Im Stadium F oder G unterscheidet GROENBERG 4 Schichten, nämlich die Molecularschicht, die Pyramidenzellenschicht, ein Stadium radiatum (so von ihm wegen seines Faserreichthums benannt) und ein bis an das Ependym reichendes kernreiches Stratum Rolandi. Im Stadium G soll die Pyramidenzellenschicht nicht beim Uebergang des Mantels in den Stammlappen aufhören, sondern auch diesen bekleiden und die Anlage für die Rinde des Trigonum olfactorium bilden. Unter letzterem scheint Verf. das Tuberculum olfactorium zu verstehen[1]) (l. c. p. 275). Zum Vergleich eignet sich die Schilderung der *Echidna*-Rinde bei Embryo 46 (p. 268), 48 (p. 273) und 50 (p. 277). Die Uebereinstimmung leuchtet ein. Was GROENBERG als Stratum radiatum bezeichnet, ist die Anlage des Marklagers. Die Bezeichnung „Stratum Rolandi" ist nicht zweckmässig: es handelt sich um die HIS'sche Innenplatte. Die Bezeichnung „Pyramidenzellen" mit GROENBERG auf die Gesammtheit der Zellen der Neuronalschicht auszudehnen scheint mir nicht zweckmässig. Dadurch kommt GROENBERG zu der seltsamen Vorstellung, dass die Pyramidenzellen auch den Stammlappen bekleiden. Sachlich sind, ich wiederhole es, die Differenzen sehr gering. Für eine eingehendere Vergleichung sind die Angaben GROENBERG's zu kurz.

Bezüglich des Riechhirns habe ich nur weniges zu bemerken. Das Tuberculum olfactorium ist bei dem *Echidna*-Embryo 48 bereits ziemlich scharf abgegrenzt und histologisch differenzirt. Bei dem Igel beginnt es sich im Stadium F zu differenziren (GROENBERG, p. 275). Der Vorgang dieser Abgrenzung scheint in beiden Fällen derselbe zu sein.

Die Hypophysenentwickelung von *Erinaceus* stimmt insofern mit derjenigen von *Echidna* überein, als die Hypophysentasche auch bei *Erinaceus* zweilappig erscheint (vgl. GROENBERG, Taf. XVI). Der vordere Lappen ist bei *Echidna* meistens zeitweise relativ grösser als bei *Erinaceus*. Die Fossa hypophyseos bildet sich bei *Echidna* und *Erinaceus* in nahezu gleicher Weise. Den von LECHE[2]) und GROENBERG bei dem Igel, von SOLGER[3]) bei dem Schwein und dem Meerschweinchen beschriebenen „vorderen soliden Fortsatz" der Hypophyse habe ich bei *Echidna* nur andeutungsweise gefunden. Ebenso ist mir das Vorkommen von Cilien in der Hypophysentasche zweifelhaft geblieben. Endlich habe ich auch die von A. WEBER[4]) bei etwas älteren Chiropterenembryonen beschriebene primäre Bildung von Seitenlappen der Hypophyse, wie oben p. 283 bereits erwähnt, nicht nachweisen können.

β) Zwischenhirn.

Die Entwickelung des Zwischenhirns zeigt einige erhebliche Unterschiede zwischen *Echidna* und den Placentaliern. Vor allem fehlt bei den letzteren und speciell auch bei dem Igel die vordere Zuspitzung des hinteren Kuppelgebietes (p. 249), welche über die Fossa praediencephalica[5]) überhängt (vgl.

1) Die vom Verf. citirte Bezeichnung von JACOBSOHN und FLATAU „Tuberculum trigoni olfactorii" halte ich, da bei vielen Säugern von einem „Trigonum" nicht die Rede sein kann, nicht für zweckmässig; es kommt hinzu, dass ein Trigonum olfactorium, wenn es etwas anderes bedeuten soll als das Tuberculum, sich gar nicht scharf abgrenzen lässt.

2) Verh. d. Biol. Ver. Stockholm, 1888.

3) Arch. f. mikr. Anat., 1897.

4) Bibliogr. anat., 1898.

5) Die Zuspitzung liegt am hinteren Rande der Fossa praediencephalica.

p. 250 und 253). Ich habe diese Zuspitzung des embryonalen *Echidna*-Gehirns als Homologon der Paraphyse gedeutet. Bei dem Igel ist in der Beschreibung GROENBERG's ein Homologon nicht zu finden. Thatsächlich ist ein solches jedoch bei allen mir bekannten Placentaliern nachzuweisen, und zwar ist es in dem His'schen Angulus praethalamicus gegeben. Eine Andeutung des letzteren findet sich z. B. auch auf Fig. 28 von GROENBERG (Taf. XV), welche den Medianschnitt eines embryonalen Igelgehirns aus dem Stadium E darstellt.

Ueber den Sulcus Monroi ist bereits bei der Einzelbeschreibung das Erforderliche gesagt worden. Wesentliche Differenzen scheinen bezüglich dieser Furche zwischen *Echidna* und *Erinaceus* nicht zu bestehen. Dagegen scheint die Calixbildung der *Echidna*-Embryonen (vgl. p. 271) bei *Erinaceus* weniger scharf ausgesprochen.

Die Commissura media scheint sich bei dem Igel relativ früher zu bilden (Stadium G).

γ) Mittelhirn.

Die Uebereinstimmung der beiden Thiere ist bezüglich der Mittelhirns noch grösser als bezüglich des Vorderhirns. Auffällig ist nur, dass GROENBERG bei seinen Igelembryonen keine Spur einer Segmentirung zu entdecken vermochte. Auf eine Vergleichung der Anlagen der Kerne und Faserzüge des Mittelhirns gehe ich erst in einer späteren Abhandlung ein.

δ) Hinterhirn.

Die groben morphologischen Entwickelungsverhältnisse des Kleinhirns stimmen in den wesentlichen Punkten überein. Einige Abweichungen bietet die Histogenese. Im Stadium B findet GROENBERG bei dem Igel in der Kleinhirnlamelle eine äussere zellreiche, eine mittlere zellarme, aber blutgefässreiche und schliesslich eine innere kernreiche Schicht; die letztere nimmt die inneren drei Fünftel ein. Soweit dies bei der kurzen Schilderung GROENBERG's festzustellen ist, entspricht dieser Befund ziemlich genau dem Bild, welches ich für *Echidna*-Embryo 43 gegeben habe (p. 251). Im Stadium C fand GROENBERG lateralwärts eine Spaltung der mittleren Schicht in zwei Unterschichten, die eine kernreiche Lage umfassen. Die mittlere kernreiche Schicht soll jedoch nur eine vorübergehende Bildung sein, indem sie später in die kernarme Schicht aufgenommen werde. Bei Embryo 45 (vergl. p. 264) habe ich eine analoge Fünfschichtung nicht gefunden. Bei Embryo 46 finde ich bereits die OBERSTEINER'sche Schicht (äussere Körnerschicht) ziemlich gut entwickelt und eine vierte Schicht, welche sich zwischen Innenplatte und Mittelzone einschiebt (p. 49). Rechnet man die innere Lage der äusseren Schicht, welche sich gegen die äussere Lage derselben Schicht, d. h. die OBERSTEINER'sche Schicht, durch relative Kernarmuth schon recht scharf um diese Zeit abhebt, als besondere Schicht, so ist die Uebereinstimmung mit GROENBERG's Befunden an Igelembryonen hergestellt. Vergl. auch p. 273. Bei meinem Embryo 49 ist die Schichtung bereits complicirter geworden (p. 276), insofern wenigstens in den Seitentheilen die Neuronalschicht (GROENBERG's mittlere zellreiche Schicht) in 2—3 Unterschichten zerfällt. Ein ähnliches Bild zeigte auch der Embryo 50 (p. 280). Leider ist die Darstellung, welche GROENBERG von dem Aufbau der Kleinhirnanlage im Stadium D—F giebt, nicht so klar bezw. nicht so ausführlich, dass eine sichere Vergleichung ermöglicht würde. Wenn ich die Darstellung GROENBERG's richtig verstehe, scheint die OBERSTEINER'sche Schicht sich bei dem Igel wesentlich später als bei *Echidna* zu bilden.

Die Entwickelung des basalen Hinterhirns, also des Brückengebietes und des Myelencephalons, zeigt eine sehr weitgehende Uebereinstimmung. Bezüglich der Entwickelung des Plexus chorioideus ventriculi quarti bitte ich speciell meine Textfigur p. 271 mit der Textfigur O von GROENBERG zu ver-

gleichen, um sich von der Aehnlichkeit der Entwickelung zu überzeugen. Die Neuromerengliederung des basalen Hinterhirns des Igels ist noch so wenig bekannt, dass ein Vergleich vorläufig ausgeschlossen ist. Die Bildung des Sulcus limitans stimmt fast völlig überein. Bezüglich des Sulcus intermedius von GROENBERG verweise ich auf meine gelegentlichen Bemerkungen in der Einzelbeschreibung.

Die mit der Rautenlappenbildung zusammenhängenden Umkremplungs- und Verwachsungsprocesse, welche ich bei *Echidna* und bei den Nagern und in Uebereinstimmung mit HIS bei dem Menschen gefunden habe, vermisst GROENBERG bei dem Igel (p. 374). Ich möchte indes bis auf weitere Nachuntersuchungen glauben, dass ähnliche Processe auch bei dem Igel nicht ganz fehlen.

Am Schlusse dieser Auseinandersetzungen angelangt, darf ich wohl das Ergebniss kurz dahin zusammenfassen, dass die Entwickelung des *Echidna*-Gehirns jedenfalls die Zwischenstellung der Monotremen zwischen den Sauriern einerseits und den Insectivoren andererseits bestätigt.

Uebersicht der Tafelfiguren.

Taf. XXXVII (I).

Fig. 1.	Embryo **40.**	III, dreizehntletzter Schnitt.	Vergr. 1 : 197.	Vergl. Text p. 233.
„ 2.	Embryo 40.	III, vorletzte Reihe.	„ 1 : 205.	„ „ p. 233.
„ 3.	Embryo 40.	III, neuntletzte Reihe.	„ 1 : 215.	„ „ p. 233.
„ 4.	Embryo 40.	II, 7. Reihe.	„ 1 : 209.	„ „ p. 234.
„ 5.	Embryo 40.	II, 2. Reihe.	„ 1 : 210.	„ „ p. 235.
„ 6.	Embryo 40.	I, 13. Reihe.	„ 1 : 50.	„ „ p. 235.

Taf. XXXVIII (II).

Fig. 7.	Embryo **41.**	II, 7. Reihe.	Vergr. 1 : 218.	Vergl. Text p. 235.
„ 8.	Embryo **42.**	IV, vorletzte Reihe.	„ 1 : 68.	„ „ p. 235.
„ 9.	Embryo 42.	III, 10. Reihe.	„ 1 : 180.	„ „ p. 236.
„ 10.	Embryo 42.	III, 1. Reihe.	„ 1 : 180.	„ „ p. 236.
„ 11.	Embryo 42.	I, 4. Reihe von hinten.	„ 1 : 164.	„ „ p. 236.
„ 12.	Embryo **43.**	IV, 2. Reihe.	„ 1 : 110.	„ „ p. 237.

Taf. XXXIX (III).

Fig. 13.	Embryo **43 a.**	IV, 5. Reihe.	Vergr. 1 : 150.	Vergl. Text p. 237.
„ 14.	Embryo 43 a.	V, 3. Reihe.	„ 1 : 600.	„ „ p. 238.
„ 15.	Embryo **44.**	III, 5. Reihe.	„ 1 : 120.	„ „ p. 238.
„ 16.	Embryo **45.**	VIII, 1. Reihe.	„ 1 : 126.	„ „ p. 239.
„ 17.	Embryo **46.**	IV, 5. Reihe.	„ 1 : 120.	„ „ p. 240.
„ 18.	Embryo 46.	XIII, 1. Reihe.	„ 1 : 120.	„ „ p. 241.

Taf. XL (IV).

Fig. 19.	Embryo 46.	XXI, 4. Reihe.	Vergr. 1 : 140.	Vergl. Text p. 241.
„ 20.	Embryo **47.**	XXVI, 1. Reihe.	„ 1 : 98.	„ „ p. 241.

„ 21.	Embryo **40.**	I, 3, 10.	„ 1 : 50.	„ „ p. 243.
„ 22.	Embryo 40.	I, 3, 5.	„ 1 : 50.	„ „ p. 244.
„ 23.	Embryo 40.	I, 5, 8.	„ 1 : 53.	„ „ p. 245.
„ 24.	Embryo 40.	I, 7, 10.	„ 1 : 53.	„ „ p. 246.

Taf. XLI (V).

Fig. 25.	Embryo 40.	I, 9, 8.	Vergr. 1 : 50.	Vergl. Text p. 246.
„ 26.	Embryo **42.**	I, 6, 5.	„ 1 : 37.	„ „ p. 247.
„ 27.	Embryo 42.	I, 10, 5.	„ 1 : 37.	„ „ p. 247.
„ 28.	Embryo 42.	II, 2, 4.	„ 1 : 92.	„ „ p. 247.
„ 29.	Embryo 42.	II, 6, 4.	„ 1 : 59.	„ „ p. 248.
„ 30.	Embryo 42.	II, 8, 4.	„ 1 : 70.	„ „ p. 248.

Taf. XLII (VI).

Fig. 31.	Embryo 42.	II, 11, 5.	Vergr. 1 : 63.	Vergl. Text p. 250.
„ 32.	Embryo **43.**	I, 11, 4.	„ 1 : 30 (reichlich).	„ „ p. 251.
„ 33.	Embryo 43.	IV, 5, 2.	„ 1 : 68.	„ „ p. 353.
„ 34.	Embryo 43.	IV, 9, 2.	„ 1 : 86.	„ „ p. 254.
„ 35.	Embryo **44.**	III, 3, 2.	„ 1 : 84.	„ „ p. 254.

Taf. XLIII (VII).

Fig. 36.	Embryo 44.	III, 1, 4.	Vergr. 1 : 70.	Vergl. Text p. 255.
„ 37.	Embryo 44.	II, 10, 4.	„ 1 : 70.	„ „ p. 255.
„ 38.	Embryo 44.	II, 9, 5.	„ 1 : 39.	„ „ p. 255.
„ 39.	Embryo 44.	II, 8, 4.	„ 1 : 60 (reichlich).	„ „ p. 257.
„ 40.	Embryo 44.	II, 4, 3.	„ 1 : 34 $^1/_2$.	„ „ p. 257.

Taf. XLIV (VIII).

Fig. 41.	Embryo 44.	II, 6, 1.	Vergr. 1 : 60.	Vergl. Text p. 257.
„ 42.	Embryo 44.	II, 6, 5.	„ 1 : 39 (knapp).	„ „ p. 258.
„ 43.	Embryo 44.	II, 6, 7.	„ 1 : 60.	„ „ p. 258.
„ 44.	Embryo 44.	II, 1, 2.	„ 1 : 36.	„ „ p. 258.
„ 45.	Embryo 44.	I, 10, 2.	„ 1 : 89.	„ „ p. 259.

Taf. XLV (IX).

Fig. 46.	Embryo 44.	I, 9, 2.	Vergr. 1 : 89.	Vergl. Text p. 259.
„ 47.	Embryo 44.	I, 7, 7.	„ 1 : 44.	„ „ p. 259.
„ 48.	Embryo 44.	I, 7, 1.	„ 1 : 60.	„ „ p. 259.
„ 49.	Embryo 44.	I, 6, 1.	„ 1 : 66.	„ „ p. 259.
„ 50.	Embryo 44.	I, 5, 3.	„ 1 : 74.	„ „ p. 259.
„ 51.	Embryo 44.	I, 4, 2.	„ 1 : 75.	„ „ p. 259.

Taf. XLVI (X).

Fig. 52.	Embryo **45.**	II, 2, 7.	Vergr. 1 : 32.	Vergl. Text p. 261.
„ 53.	Embryo 45.	II, 2, 9.	„ 1 : 48.	„ „ p. 261.
„ 54.	Embryo 45.	II, 3, 7.	„ 1 : 32.	„ „ p. 261.
„ 55.	Embryo **45 a.**	II, 5, 5.	„ 1 : 74 (knapp).	„ „ p. 264.
„ 56.	Embryo **46.**	IV, 4, 3.	„ 1 : 50.	„ „ p. 265.
„ 57.	Embryo 46.	IV, 2, 2.	„ 1 : 40.	„ „ p. 265.

Taf. XLVII (XI).

Fig. 58.	Embryo 46.	III, 6, 2.	Vergr. 1 : 34.	Vergl. Text p. 266.
„ 59.	Embryo 46.	III, 4, 2.	„ 1 : 28.	„ „ p. 266.
„ 60.	Embryo 46.	III, 2, 3.	„ 1 : 29.	„ „ p. 267.
„ 61.	Embryo **47.**	IV, 2, 3.	„ 1 : 21.	„ „ p. 269.
„ 62.	Embryo 47.	III, 2, 4.	„ 1 : 20.	„ „ p. 269.
„ 63.	Embryo 47.	I, 10, 3.	„ 1 : 24.	„ „ p. 270.

Taf. XLVIII (XII).

Fig. 64.	Embryo **48.**	III, 2, 5.	Vergr. 1 : 36.	Vergl. Text p. 271.
„ 65.	Embryo 49.	VI, 1, 4.	„ 1 : 26.	„ „ p. 274.
„ 66.	Embryo 49.	VIII, 3, 1.	„ 1 : 19.	„ „ p. 276.
„ 67.	Embryo **50.**	III, 4, vorletzter Schnitt.	„ 1 : 41.	„ „ p. 278.

Alle weiteren Erklärungen sind im Text auf den angegebenen Seiten zu finden.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2886

Fortsetzung von Seite 2 des Umschlags

Bisher erschienen. W. Weltner, Hydroiden von Amboina und Thursday Island. — Johann Staub, Neue Nemertinen aus Amboina. — K. M. Heller, Systematische Aufzählung der Coleopteren. — G. Horváth, Hemiptera. — Ernst Hentschel, Gorgonacea von Amboina und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. II. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Echinoidea. — Maximilian Meissner, Liste der von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Bryozoen. — Johannes Thiele, Proneomenia amboinensis n. sp. — Ant. Collin, Verzeichnis der von Professor R. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Polychäten. — Hermann August Krauss, Orthopteren aus Australien und dem Malayischen Archipel, gesammelt von Professor Dr. Richard Semon. — Paul Matschie, Die Chiropteren, Insectivoren und Muriden der Semon'schen Forschungsreise.

Soeben erschien:

Festschrift zum achtzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Regierungsrats Prof. Dr. Karl Möbius in Berlin. Mit 20 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Preis: 36 Mark.

Inhalt.

Dahl, Friedr., Karl August Möbius.
von Martens, Ed., Koreanische Süßwasser-Mollusken. Mit Tafel 1—3, 1 Karte und 3 Abbildungen im Text.
Michaelsen, W., Revision von Heller's Asciden-Typen a. d. Museum Godeffroy. Mit Tafel 4.
Strebel, Hermann, Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna d. Magalhaen-Provinz. Mit Tafel 5.
Kraepelin, Karl, Die geographische Verbreitung der Scolopendriden.
Verhoff, Karl W., Ueber die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Mit Tafel 6—8 und 1 Abbildung im Text.
Höck, F., Tierreiche und Pflanzenreiche des Landes.
Brandt, K., Zur Systematik der koloniebildenden Radiolarien. Mit Tafel 9—10.
Lohmann, H., Die Appendicularien des arktischen und antarktischen Gebiets, ihre Beziehungen zueinander und zu den Arten des Gebiets der warmen Ströme. Mit Tafel 11—12.
Hartmeyer, R., Asciden von Mauritius. Mit Tafel 13 und 3 Abbildungen im Text.
Pfeffer, G., Die zoogeographischen Beziehungen Südamerikas, betrachtet an den Klassen der Reptilien, Amphibien und Fische.
Thiele, Joh., Ueber einige stieläugige Krebse von Messina. Mit Tafel 14—16.
Kolbe, H. J., Ueber die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. Mit Tafel 17—19.
Kuhlgatz, Th., Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose geflügelter Heteropteren. Mit 13 Abbildungen im Text.
Matzdorff, Karl, Ueber die Bedeutung des Begriffs der Biocönose für den biologischen Schulunterricht.
Spengel J. W., Betrachtungen über die Architektonik der Tiere.

Vor kurzem erschien:

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die Vereinigten Malayischen Staaten von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des Anthropologischen Instituts der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Die in diesem Werke enthaltene monographische Bearbeitung der Inlandstämme der Malayischen Halbinsel ist das Ergebnis einer im Frühjahr und Sommer 1897 zum Studium dieser unternommenen Reise durch die Vereinigten Malayischen Staaten.

Aber nicht nur die eigenen Ergebnisse bietet der Verfasser, sondern er war auch bestrebt, dieselben durch Einarbeitung der ausgedehnten, weitschichtigen und zum Teil schwer zugänglichen Literatur zu vertiefen, um dadurch ein möglichst vollständiges und klares Bild der bis dahin so verworrenen anthropologischen Verhältnisse der Malayischen Halbinsel zu gewinnen. So dürfte die vorliegende Monographie ein vollständiges Bild unseres gegenwärtigen Wissens über die Inlandstämme der Halbinsel darstellen.

Das ganze Werk zerfällt in vier Abschnitte. Der erste behandelt die Geographie und Geschichte der Malayischen Staaten; er hat den speziellen Zweck, das gesamte Milieu zu schildern, aus welchem heraus die spezifischen Lebensformen der Inlandstämme verstanden werden können. Das historische Kapitel wurde von dem Verfasser hauptsächlich deshalb geschrieben, um den Nachweis zu erbringen, daß die Inlandstämme erst spät in den Gesichtskreis anderer Völker traten und daß Mischungen mit fremden Kolonisten nur in sehr beschränktem Grade stattgefunden haben können. Das Kapitel über die historische und politische Entwickelung der Malayischen Staaten, die auf dem Kontinent noch fast ganz unbekannt sind, dürfte bei der heutigen politischen Lage in Ostasien auch weitere Kreise interessieren.

Der zweite physisch-anthropologische Teil behandelt die körperliche Beschaffenheit der genannten Stämme, besonders der primitiven kymotrichen Senoi und zwar sowohl nach den Beobachtungen des Verfassers an Lebenden, als nach eingehenden Untersuchungen an Skeleten. Dabei werden auch eine Reihe prinzipieller Fragen, die heute mitten in der anthropologischen Diskussion stehen, erörtert.

In dem dritten ergologischen Abschnitt ist die Gesamtheit der materiellen und geistigen Kultur zur Darstellung gelangt.

Dieser Teil des Werkes dürfte gerade für weitere wissenschaftliche Kreise von hohem Interesse sein, da eine zusammenfassende Darstellung der Kulturverhältnisse der genannten Stämme bis heute noch nicht vorhanden ist.

Ein letzter, vierter Teil sucht die genetiscchen Beziehungen der Inlandstämme unter sich und zu benachbarten Varietäten aufzudecken.

Die reproduzierten Typen- und Landschaftsbilder sind ohne Ausnahme nach eigenen photographischen Aufnahmen des Verfassers hergestellt und sämtliche Photographien ohne Retouche reproduziert.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.

2. TEIL.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN

IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. TEIL.

II. LIEFERUNG.

MIT 12 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 12 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1905.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 2886

7114

Des ganzen Werkes Lieferung 27.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER II. 2. TEIL.

III. LIEFERUNG.

Hj. Schulman, Vergleichende Untersuchungen über die Trigeminus-Musculatur der Monotremen, sowie die dabei in Betracht kommenden Nerven und Knochen. — Max Voit, Bau und Entwickelung der Cowperschen Drüsen bei Echidna. — C. Benda, Die Spermiogenese der Monotremen. — C. Benda, Die Spermiogenese der Marsupialier. — Felix Pinkus, Ueber die Haarscheiben der Monotremen.

MIT 18 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 29 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1906.

Semon, Dr. Richard, Professor, **Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschr. der mediz.-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen.

Erster Band: **Ceratodus.** 4 Lieferungen. Mit 24 lithogr. Tafeln und 105 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901. Preis: 118 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. — Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. — Hermann Braus, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. — Richard Semon, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri. — Hans Bluntschli, Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. — L. Neumayer, Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. — Karl Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 39 lithogr. Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. — Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. — F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. — C. Emery, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II. 1. Teil.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Teil: Makroskopische Anatomie. — Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. — F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. — Otto Seydel, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. — Ernst Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. — Alfred Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. — C. Emery, Hand und Fussskelett von Echidna hystrix. — Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns. — J. F. van Bemmelen, Der Schädelbau der Monotremen.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II. 2. Teil.** 2 Lieferungen. Mit 48 lithogr. Tafeln und 174 Abbildungen im Text. 1904, 1905. Preis: 102 Mark.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 4 Lieferungen. Mit 18 lithogr. Tafeln und 51 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901, 1905. Preis: 63 Mark.

Inhalt: W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitteilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. — Wolff v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage. — Albert Oppel, Ueber den feineren Bau des Atmungsapparates der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. III. (letzte) Mitteilung: Die Milchdrüsen und Hautdrüsen der Marsupialier.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia. — C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung. — F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper".

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Vergleichende Untersuchungen über die Trigeminus-Musculatur der Monotremen,

sowie die dabei in Betracht kommenden Nerven und Knochen.

Von

Hj. Schulman.

Mit Tafel XLIX—LVIII (5 Doppeltafeln) und 11 farbigen Figuren im Text.

Einleitung[1]).

Seitdem SHAW Originalbeschreibungen und Abbildungen von *Echidna* (1792) und *Ornithorhynchus* (1799) gegeben hatte, wurde die Aufmerksamkeit der wissenschaftlichen Welt auf die Monotremen gelenkt. Die anatomische Literatur der Monotremen erhielt im Verlauf einiger Jahrzehnte von mehreren Anatomen Bereicherung theils in der Form von Bearbeitungen einzelner Organe oder Organsysteme dieser Thiere, theils durch Monographien, welche die Erforschung des ganzen Körperbaues sich zum Ziele setzten. Unter den letzteren ist besonders die mit Recht berühmte Monographie J. FR. MECKEL's über *Ornithorhynchus* (1826) hervorzuheben — eine Arbeit, die lange Zeit hindurch die genaueste und vollständigste Beschreibung der anatomischen Verhältnisse bei *Ornithorhynchus* lieferte und deshalb oft von späteren Verfassern compilirt wurde. Ueber einzelne Theile des Körpers giebt sie noch heutzutage die besten Notizen und ist auch für diese Arbeit oft benutzt worden.

Besonderes Interesse erweckende Momente ergab die Organisation der Monotremen mit Rücksicht auf ihre Beziehungen zu den übrigen Wirbelthieren, namentlich den Sauropsiden und Amphibien. Dieselben wurden in einer späteren Forschungsepoche von zahlreichen Autoren beleuchtet, erhielten durch die Verbindung mit phylogenetischen Fragen höhere Bedeutung und gaben zugleich Anregung zu weiteren Entdeckungen.

Unter den eben angedeuteten Entdeckungen sind besonders das von GEGENBAUR geahnte und danach von HAACKE und CALDWELL (1884) nachgewiesene Eierlegen, sowie die von verschiedenen anderen Untersuchern gemachten Entdeckungen auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie der Brutpflege (RUGE und KLAATSCH 1895) und auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte (SEMON 1884) hervorzuheben. Dank den grossartigen Ergebnissen der Forschungsreisen SEMON's in Australien fanden zahlreiche Arbeiter Gelegenheit, eine Fülle bedeutungsvoller Untersuchungen betreffend Bau und Entwickelung der Monotremen auszuführen und in dem vorliegenden Sammelwerke[2]) zu veröffentlichen.

Auch die Stellung der Monotremen zu dem Stamme der Mammalia bekam durch die gewonnenen eingehenderen Kenntnisse höheren Werth und grössere Sicherheit. So näherte auch die an anderem Orte publicirte Entdeckung POULTON's (1888) von Rudimenten echter Zähne bei *Ornithorhynchus*, welche multitubercularen Typus aufwiesen, die Monotremen den multituberculaten Formen der mesozoischen Mammalia. Die Monotremen wurden als überlebende Reste einer längst verschwundenen reichen Thierwelt aufgefasst, und das Studium ihrer Hart- und Weichtheile gewann damit ausserordentlichen Werth.

Unter diesen Umständen wird der Eifer verständlich, mit welchem die vielen Autoren in den letzten Jahrzehnten die Monotremata s. Promammalia zum Gegenstand eingehender Forschung gemacht haben.

---

1) Anmerkung der Redaktion. Von der vorliegenden Abhandlung wurde das Manuscript des neurologischen Theiles von mir Ende December 1904 und Anfang Januar 1905, dasjenige des myologischen und osteologischen Theiles Mitte Mai 1905 und dasjenige der Einleitung, Literaturübersicht und der Tafelerklärungen nebst den letzten Abbildungen im Juni 1905 empfangen, durch meine Schuld konnte aber die endgültige Fassung der Einleitung seitens des Herrn Verfassers erst im September 1905 erfolgen. M. FÜRBRINGER.

2) Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II, Jena 1894—1897, Bd. III, 1. Theil, Jena 1897—1901, Bd. III, 2. Theil, 1. u. 2. Lief., Jena 1904—1905, welche 24 auf die Monotremen bezügliche Untersuchungen enthalten.

Was die vom Nervus trigeminus beherrschte Musculatur bei den Monotremen betrifft, so ist auch dieses Gebiet von mehreren Verfassern bearbeitet worden. In älterer Zeit handelte es sich meistens um descriptive Thieranatomie, später um vergleichende. Oft sind die Beschreibungen sehr knapp gehalten und behandeln nur einen Theil des Gebietes; selten umfassen sie das ganze Gebiet. Besonders geringe Beachtung hat die Neurologie erfahren, obschon gerade ihr bei vergleichend-anatomischen Untersuchungen die controllirende Rolle zukommt. Selbst J. F. Meckel behandelt in seiner bereits erwähnten Monographie über *Ornithorhynchus* (1826) die motorischen Nerven viel weniger ausführlich als die entsprechenden Muskeln und die Schädelknochen, an welchen die Muskeln sich anheften. Ueber die Hautmuskeln und ventralen Kaumuskeln des *Ornithorhynchus* berichtet auch Coues (1869—70), und von den gesammten Kiefermuskeln der *Echidna* giebt Fewkes (1877) eine ziemlich ausführliche Beschreibung. Die beiden letztgenannten Werke sind rein myologische Studien ohne Berücksichtigung der Neurologie.

Ueber den Bau des Schädels der Monotremen giebt es eine ganze Anzahl von Arbeiten, von denen besonders die treffliche Untersuchung von J. F. Van Bemmelen (1901) hervorzuheben ist. Diese Untersuchung ist im vergleichend-anatomischen Sinne durchgeführt; die bisher gewonnenen Resultate auf dem Gebiete der Osteologie des Schädels sind in historischen Ueberblicken kritisch dargelegt, wozu eine umfassende Literaturübersicht noch hinzukommt. Eine eingehende Abhandlung über die Entwickelung des Schädels von *Echidna* steht von Gaupp zu erwarten [1]). Von den im Bereiche des Gehörorgans befindlichen Knochen giebt Denker (1901) eine gute Schilderung.

Von neuro-myologischen Untersuchungen über Promammalia, welche die Kiefermusculatur berühren, sind die von Westling (1889) und Toldt (1905) zu nennen, beide die Befunde bei *Echidna* beleuchtend. Die Untersuchungen Westling's verdienen an dieser Stelle besondere Erwähnung, weil durch sie der Trigeminusmusculatur ein neues Glied (der Musculus digastricus maxillae inferioris Westl.) zugeführt wurde, welches, wie Fürbringer (1904) hervorhebt, auch zeigt, dass das Articulare und Angulare nicht im mammalen Unterkiefer enthalten sind.

Der Wunsch, hinsichtlich einiger dunklen Punkte in der Kiefer- und Antlitzmusculatur der Säugethiere Aufklärung zu gewinnen, hat mich 1899 zu dem Studium dieser Musculatur bei den primitivsten Säugethieren, den Promammaliern, geführt.

Meine früheren — bisher, von einer kurzen Mittheilung über die Ohrmusculatur (1891) abgesehen, nicht publicirten — Untersuchungen über Säugethiere wurden hauptsächlich an Edentaten und Insectivoren, aber auch an anderen Säugern zum Zwecke einer genaueren vergleichenden Kenntniss des motorischen Trigeminus- und Facialis-Gebietes bei den Säugethieren angestellt.

Vorliegende Abhandlung, die einen Beitrag zur makroskopischen Anatomie der Trigeminus-Musculatur der Monotremen darbieten soll, ist ein Theil dieser Bestrebungen. Die in der Arbeit vorkommenden vergleichend-anatomischen Betrachtungen und Excursionen halten sich, abgesehen von einer ganz kurzen Berücksichtigung der Organisationsverhältnisse von *Varanus*, innerhalb des Rahmens der Mammalia. Die letzterwähnte Diversion in das non-mammale Gebiet habe ich auf den Rath des Herrn Prof. M. Fürbringer in Heidelberg gemacht. Er hat wiederholt die Nothwendigkeit betont, die vergleichenden Betrachtungen betreffend die Kiefermusculatur der Monotremen auch mit einer Untersuchung der entsprechenden Theile bei tiefstehenden Reptilien (Rhynchocephaliern, Lacertiliern und Testudinaten) und Amphibien (Gymnophionen) zu verbinden. Konnte ich diesem Rathe leider nicht weiter folgen, so liegt die Ursache darin,

1) Kürzere auf dieselbe Bezug nehmende Mittheilungen enthält die im Anatom. Anz., XXVII, No. 12/13, p. 273—310 (ausgegeben am 21. August 1905) veröffentlichte Abhandlung Gaupp's „Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugethierschädel“.

dass dringende Beschäftigungen in meinem Berufe mich gezwungen haben, meine Untersuchungen auf längere Zeit hin zu unterbrechen.

Die vorhandene Literatur habe ich so weit berücksichtigt, als ich in der Lage war, die betreffenden Werke zum Studium zu bekommen. Die citirten und benutzten Arbeiten sind in einer Literaturübersicht am Schlusse zusammengestellt.

Das meiste der präparatorischen Arbeit ist mit Hülfe der BRAUS-DRÜNER'schen Präparirlupe im Anatomischen Institut der Universität Jena und an Jenenser oder von Herrn Professor SEMON gesammeltem Material gemacht worden, wie aus dem nachstehenden Materialverzeichniss hervorgeht.

Folgendes Material stand mir für die vorliegenden Untersuchungen zu Gebote:

A. Material von Monotremen.

1. *Ornithorhynchus anatinus* SHAW.

a) In Spiritus conservirtes weibliches Exemplar aus der SEMON'schen Sammlung in Jena (gut conservirt).

b) In Spiritus conservirtes männliches Exemplar aus der zoologischen Sammlung der Universität Helsingfors. Das in den Kopf geschossene Exemplar war nicht gut conservirt, aber trotzdem als Vergleichungsobject in manchen Punkten brauchbar.

c) Junger Schädel (7,9 cm) mit deutlichen Nähten; stammt aus der BONSDORFF'schen Sammlung des anatomischen Institutes der Universität Helsingfors.

2. *Echidna aculeata* SHAW.

d) In Spiritus conservirtes ausgewachsenes Exemplar von *Echidna aculeata* aus Prof. R. SEMON'S Material in Jena (gut conservirt).

e) Beuteljunges von *Echidna aculeata*, von 7,1 cm Nacken-Steisslänge, in Spiritus gut conservirt, gleichfalls aus der Sammlung des Herrn Prof. R. SEMON.

f) Ausgewachsener Schädel von *Echidna aculeata*, dessen meiste Nähte obliterirt waren. Aus dem anatomischen Institut zu Jena.

g) Ausgewachsener Schädel von *Echidna* sp.? Aus dem anatomischen Institut zu Helsingfors. Die Nähte sehr obliterirt.

B. Vergleichungsmaterial von nicht-monotremen Säugethieren.

Manis javanica DESM., Spiritusexemplar aus der SEMOM'schen Sammlung.

" " " Schädel ebendaher.

Dasypus villosus DESM., Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung in Jena.

Tamandua tetradactyla L. desgl.

Choloepus didactylus L., Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung des Herrn Prof. M. WEBER (Amsterdam).

Choloepus didactylus L., Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung der Hochschule zu Stockholm.

" " " Schädel aus der anatomischen Sammlung der Universität Kopenhagen.

" " " " " " " " " " Helsingfors.

" *Hoffmanni*, PETERS, Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung der Hochschule zu Stockholm.

Equus Burchelli GRAY, unconservirtes Material aus dem Secirsaal der Universität Jena.

Lepus timidus L., Spiritusexemplar aus meiner eigenen Sammlung.

Mus sylvaticus L., desgl.

Felis lynx L., desgl.
„ „ „ Schädel aus der Sammlung des Realgymnasiums zu Tammerfors.

Ericulus setosus SCHREB., Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung der Hochschule zu Stockholm.

Scalops aquaticus L., Spiritusexemplar ebendaher.

Talpa europaea L., Spiritusexemplar aus meiner eigenen Sammlung.
„ „ „ Schädel aus der Sammlung des Realgymnasiums zu Tammerfors.

Crossopus fodiens PALLAS, Spiritusexemplar aus meiner eigenen Sammlung.

Blarina brevicauda SAY, Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung der Hochschule zu Stockholm.

Sorex vulgaris L., Spiritusexemplar aus meiner eigenen Sammlung.

Erinaceus europaeus L., Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung der Universität Jena.
„ „ „ Schädel ebendaher.

Cynocephalus sphinx E. GEOFFR., Spiritusexemplar ebendaher.

Inuus erythraeus SCHREB., desgl.
„ „ „ Schädel, ebendaher.

C. Vergleichungsmaterial von non-mammalen Wirbelthieren.

Varanus griseus DAUD., Spiritusexemplar aus der anatomischen Sammlung der Universität Jena.
„ „ „ Schädel ebendaher.

Ausser Herrn Professor M. FÜRBRINGER (Heidelberg, früher in Jena) bin ich auch den Herren Professor J. A. PALMÉN (Helsingfors), Professor M. WEBER (Amsterdam), Professor W. LECHE (Stockholm), Professor R. SEMON (München, früher in Jena) und Dr. H. WINGE (Kopenhagen) für werthvolles Untersuchungsmaterial, sowie den Herren M. FÜRBRINGER (Heidelberg), W. BOLIN (Helsingfors), E. HAECKEL (Jena), R. TIGERSTEDT (Helsingfors, früher in Stockholm) und J. E. V. BOAS (Kopenhagen) für den mir gewährten Zutritt zu Bibliotheken oder für wohlwollende Uebersendung von Literatur zu grossem Danke verpflichtet.

Mit besonderer Dankbarkeit gedenke ich der Unterstützung, welche mein hochgeschätzter Lehrer, Herr Geh. Hofrath Professor Dr. M. FÜRBRINGER, während meines Aufenthaltes in Jena Director des dortigen anatomischen Institutes, diesen Arbeiten zu Theil werden liess. Er hat mir die Anregung zu den angestellten Untersuchungen gegeben, mich hierbei vielfach gefördert und endlich die Mühe auf sich genommen, mein Manuscript durchzusehen.

Es drängt mich noch, den Gönnern meines Unternehmens bei der einheimischen Regierung, der Universität Helsingfors und Herrn Professor J. A. PALMÉN meine aufrichtige Erkenntlichkeit auszudrücken.

Tammerfors, im September 1905.

I. Myologischer Theil.

A. *Ornithorhynchus anatinus.*

I. Dorsale Muskeln.

(Taf. XLIX + L, Fig. 1—4; Taf. LI + LII, Fig. 13; Taf. LV + LVI, Fig. 28, 29, 31—34.)

Diese Muskeln beziehen ihre Nerven aus dem vorderen Nervenbündel des Nervus mandibularis s. Ramus tertius nervi trigemini, d. h. aus dessen Ramus masticatorius dorsalis. Sie bilden zusammen eine recht mächtige Muskelgruppe, welche die von dem Ramus ventralis versorgte bei weitem übertrifft. Die vorliegende Gruppe besteht aus reinen Kaumuskeln, und zwar sind die Mm. masseter, temporalis, zygomatico-mandibularis, detrahens mandibulae und pterygoideus externus zu unterscheiden, von denen jedoch die beiden erstgenannten, die man gewöhnlich als gesonderte Muskeln behandelt, durch Vermittelung des M. zygomatico-mandibularis so eng mit einander verbunden sind, dass sie gewissermaassen einen Muskelcomplex bilden, den ich als M. masseterico-temporalis bezeichnen will.

1. Musculus masseterico-temporalis.

(Fig. 1—4, 13, 28, 29, 31, 34.)

Dieser Muskelcomplex besitzt mehrere Portionen und Köpfe, die als Pars masseterica, P. zygomatico-mandibularis und P. temporalis unterschieden werden mögen. Im Ganzen stellen sie eine annähernd einheitliche, an ihrem Ursprunge hufeisenförmig contourirte Muskelmasse dar, die ihren Bogen nach hinten wendet und die beiden Arme nach vorn streckt, um den Jochbogen zu umfassen. Auf ihre Einheitlichkeit weist besonders die Innervation hin (vergleiche den neurologischen Abschnitt, sowie die Figg. 19 u. 26.)

Innerhalb der Säugethierklasse treten diese Abtheilungen des M. masseterico-temporalis hier und da gesondert auf. Gewisse Köpfe können sogar ganz selbständige Muskelindividuen darstellen. Häufiger sind sie aber mit einander verschmolzen oder zum Theil der Rückbildung unterworfen. Aber auch dann ist die Verwandtschaft mit den entsprechenden Muskelbildungen der Monotremen nicht zu verkennen.

A. Pars masseterica musc. masseterico-temporalis (Musculus masseter).

(Fig. 1, 2, 13 *mmr.*)

Der M. masseter ist von J. F. Meckel in seiner Monographie über *Ornithorhynchus* (1826) p. 41 in folgender Weise beschrieben worden: „Masseter fortissimus est, triangularis, a zygomatis facie externa oriundus, a meatu auditorio ad quatuor lineas ante oculum usque protensus maxillae inferioris rami posterioris margini inferiori, faciei externae maximae parti, processulo coronario et foveae externae insertus. Fibrae posteriores antrorsum, anteriores retrorsum et deorsum decurrunt. Uterque maxillam fortiter elevat.“

Die Präparation meiner Exemplare ergab folgende Resultate, die zum Theil Bestätigungen der Beschreibungen der früheren Untersucher sind.

Der M. masseter besteht aus zwei Schichten oder Blättern, Lamina lateralis s. superficialis und L. medialis s. profunda, von denen auch nur die erstere von aussen zu sehen ist, während die letztere sich unter der Lamina lateralis vollständig verbirgt. Meckel hat sie deshalb auch übersehen (vergleiche das obige Citat).

a) Lamina lateralis.

(Fig. 1, 2, 13 *llm.*)

Die Lamina lateralis des M. masseter bildet eine kräftige, unregelmässig dreieckige Muskelabtheilung, welche eine sehr grosse Ursprungsfläche und stark convergirende Fasern besitzt.

Im Verhältniss zu ihrer Breite ist die Muskelabtheilung kurz. Die vordersten Fasern entspringen fleischig hoch von der äusseren Fläche des Oberkiefers bis nahezu zur medialen Ecke des Auges, derart, dass hier die Spitze des Muskels eine Linie berührt, welche die Oeffnung des Thränenkanals mit dem Foramen supraorbitale verbindet, eine Linie, die also in nächster Nähe der Sutura nasalis verläuft. Von hier ziehen die Fasern in descendenter Richtung schräg ventral-caudalwärts. Die hintersten Bündel, die in unmittelbarer Nachbarschaft des Kiefergelenkes am Jochbogen beginnen und über der hervorspringenden Knochenpartie am äusseren Winkel der Gelenkfläche hinwegziehen, gehen dagegen in ascendentem Verlaufe schräg ventral-rostralwärts. Dieser convergirende Verlauf der vorderen und hinteren Randfasern wiederholt sich nicht bei den mittleren Fasern. Je weiter entfernt vom Rande und je näher der Mitte die Fasern entspringen, um so senkrechter gehen sie von dem Jochbogen ventralwärts zum Unterkiefer. Ein ganz senkrechter Verlauf der Muskelfasern findet in einer Linie statt, die als Perpendikel durch die Mitte des Arcus zygomaticus bezw. der Fossa temporalis zum Hinterrande des Processus coronoides [resp. Pr. coronoideus externus, BRÜHL[1])] zieht. Diese Linie, die auf Fig. 1 mit *1* bezeichnet ist, markirt in der Insertionsgegend die Grenze zwischen dem sehnig inserirenden, vorderen Theile der Lamina lateralis und dem fleischig inserirenden, hinteren Theile derselben. Man würde sich jedoch irren, wenn man glaubte, an dieser Stelle in der Muskelmasse eine wirkliche Spalte zu finden. Die Reihe der Muskelbündel behält hier vollständige Continuität. Indessen macht die L. lateralis durch ihre vordere und hintere Hälfte den Eindruck, als ob sich hier eine beginnende Differenzirung vorbereitete.

An ihrem hinteren Rande ist die Lamina lateralis mittelst der in dieser Gegend verdickten Fascia masseterica (Fig. 1 *fscm*) auch noch mit der äusseren Fläche des Processus condyloides des Unterkiefers verbunden.

Die Bündel entspringen von der äusseren Fläche des Jochbogens (Fig. 28 *ommr*), dessen dorsalen Rand sie jedoch freilassen (Fig. 1 *az*). Dabei sind sie mit allen Knochen, welche den Jochbogen zusammensetzen, verbunden und finden auch Befestigung an der bindegewebigen Brücke oder Scheidewand (in den Figg. 1—3 mit *2* bezeichnet), die zur Ergänzung der Incisura infraorbitalis an der Wurzel des Processus jugalis dient.

Die Insertion findet an der äusseren Fläche des Ramus der Mandibula (Fig. 28 *immr*) statt und zwar derart, dass die sehnig inserirenden, vorderen Bündel sich unterhalb des Processus coronoides anheften, die die hinteren, fleischig inserirenden an dem unteren bezw. äusseren Rand der Fossa mandibularis (Fig. 1—4 und 28) sich festsetzen. Ehe sie am Knochen inseriren, haben sich Lamina lateralis und L. medialis mit einander vereinigt. An ihrem hinteren Theile hängt die L. lateralis mit ihrer medialen Fläche auch mit der P. posterior m. zygomatico-mandibularis zusammen.

Der eben erwähnte Zusammenhang zwischen den Mm. masseter und zygomatico-mandibularis zeigt, dass die beiden Muskeln nicht selbständige Gebilde sind, sondern nur als Componenten in einen einheitlichen Muskelcomplex, den M. masseterico-temporalis, eingehen. Da sie aber oft bei den übrigen Säugethieren, z. B. auch bei *Echidna*, selbständig auftreten, werden sie auch hier als einzelne Muskeln behandelt.

1) BRÜHL, 1891, Taf. XV, Fig. 2.

b) Lamina medialis.

(Fig. 2—4 *lmm.*)

Von der inneren Fläche des Jochbogens entstehen Bündel, die sich in eine caudalwärts allmählich dünner werdende Schicht, die Lamina medialis seu profunda, ordnen, welche Schicht in ihrem Ursprungsbereich durch eine vom Jochbogen eingenommene deutliche Spalte von der Lamina lateralis getrennt ist. Die vordersten Bündel der tiefen Schicht reichen an ihrem Ursprunge nicht so weit rostralwärts wie diejenigen der oberflächlichen Schicht, sondern nur bis zum lateralen Rand der hinteren Oeffnung des Infraorbitalkanales. Die hintersten Bündel der medialen Schicht erstrecken sich an ihrem Ursprunge auch nicht so weit caudalwärts wie die hintersten Bündel der oberflächlichen Schicht, sondern enden mit dem dritten Viertel des Jochbogens (von vorn nach hinten gerechnet). Die Lamina medialis steht also in ihrer Breite der oberflächlichen Lamelle erheblich nach. Auch in ihrer Dicke kann sie sich nicht mit derselben messen.

Dagegen besteht angesichts des Faserverlaufes und des successiven Abnehmens der hinteren Bündel an Länge eine grosse Uebereinstimmung zwischen den beiden parallel gestellten Schichten. Die vordersten Bündel beider Schichten gehen nämlich in descendentem Verlaufe schräg ventral-caudalwärts; hierbei ziehen diejenigen der Lamina medialis über die innere Dorsalfläche der Alveolarplatte des Oberkiefers. Hinter diesen folgen andere, die nicht so schräg abwärts verlaufen, bis schliesslich die hintersten Randbündel eine ziemlich senkrechte, ventralwärts gehende Richtung einschlagen. Also Verhältnisse, die schon von der Lamina lateralis beschrieben wurden. Vergleicht man die einander parallelen Bündelreihen der beiden Schichten mit einander, so zeigt sich die L. medialis als ein dem vorderen Theil der L. lateralis congruentes Gebilde und macht den Eindruck, als ob sie erst ein relativ junges Product des Spaltungsprocesses des M. masseter wäre.

In der Insertionsgegend hängen, wie bereits erwähnt wurde, die beiden Schichten des M. masseter zusammen, indem sich die L. medialis mittelst einer breiten, caudalwärts allmählich aponeurotisch verdünnten Sehne an die L. lateralis anschliesst. Die gemeinsame Insertion findet an der äusseren Fläche des Unterkiefers (Fig. 3, 4 und 28 *immr*), gerade unterhalb des Processus coronoides, wie auch etwas caudal von demselben, am vorderen Drittel des latero-ventralen Randes der Fossa mandibularis, und zwar ein wenig dorsalwärts von der Insertion der P. posterior m. zygomatico-mandibularis statt.

Diese Insertion dürfte mit ihrer ungewöhnlich dorsalen Lage wohl eine innerhalb der Säugethierklasse allein dastehende Erscheinung sein; sie scheint zu dem Mangel eines ausgebildeten Angulus mandibulae in Correlation zu stehen (näheres siehe im osteologischen Abschnitt).

Auf die Einheitlichkeit des M. masseter weisen vor allem die Innervationsbefunde hin (vergl. die späteren Ausführungen in dem neurologischen Abschnitt).

Ein Moment, betreffend die Innervation, mag hier schon angeführt werden, nämlich der Umstand, dass sich die Lamina medialis rostral von dem Nervus massetericus oder vor dem N. massetericus befindet und dass die Lamina lateralis ebenso zum grössten Theil vor dem besagten Nerven liegt, indem nur ihr kleinerer hinterer (caudaler) Theil lateralwärts von dem Nerven gelagert ist. Da der M. masseter somit im Verhältniss zum Stamme des N. massetericus überwiegend eine nach vorn gerückte Lage hat, entspricht der M. masseter des *Ornithorhynchus* dem in der Anatomie der Mammalia gewöhnlich als Portio superficialis oder von Duvernoy (1855, p. 182) und Testut (1896, p. 642) in Bezug auf die Primaten, inclusive den Menschen, als Portio anterior m. masseteris bezeichneten Gebilde.

Die Laminae lateralis und medialis sind, wie die Innervation zeigt, den ähnlichen Bildungen bei *Choloepus didactylus* und *Ch. hoffmanni* wie auch denen von *Dasypus villosus* homolog. Das Muskelmaterial der Laminae stellt bei diesen Thieren ein einheitliches Gebilde dar, welches die Verwandtschaft der beiden Lamellen erklärt. Eine nähere Beschreibung des Baues des M. masseter von *Choloepus hoffmanni* nebst

Bemerkungen über die dem Muskel zugehörigen Hartgebilde und über die Innervationsverhältnisse desselben wird den Vergleich mit den Anordnungen der fraglichen Gebilde bei *Ornithorhynchus* erleichtern.

Der M. masseter von *Choloepus hoffmanni* (Fig. 39, 40 und 41, Taf. LVII, *mmr*) entspringt von den beiden Seiten des zum Theil durch Ligament vertretenen Jochbogens und hauptsächlich vom Jochbeine, ohne sich entsprechend seiner äusseren und inneren Ursprungsfläche vollständig in eine innere und eine äussere Lage zu spalten. Die Muskelmasse verbleibt im Gegentheil gleich unterhalb des Jochbogens einheitlich. Die im Ursprungstheil des Muskels befindliche Spalte reicht bei *Choloepus* nicht einmal so weit ventralwärts, wie es bei *Ornithorhynchus* der Fall ist. Die extrajugal entspringenden Bündelgruppen (*llm*) entstehen vorherrschend sehnig; die intrajugal beginnenden Bündel oder die Orbitalbündel (*lmm*) zeigen eine fleischige Anheftung an ihre entsprechende Ursprungsfläche.

Die Hauptrichtung der Fasern geht von vorn und oben nach hinten und abwärts. Die Insertion sämmtlicher Fasern findet an der lateralen Fläche des Unterkieferastes statt, mit Ausnahme der oberflächlichsten Fasern, die sich um den Angulus mandibulae und den unteren Rand der Mandibula wenden und dann an der inneren Fläche des betreffenden Knochens befestigen.

Im inneren Bau, in der Gruppirung der Bündel zeigt der M. masseter bei *Choloepus* eine auffallende Eigenart.

Mehrere, an Erhebungen des Jochbeines (Fig. 41) befestigte Ursprungssehnen erstrecken sich in den Muskel; zwischen und über ihnen entstehen wiederum Sehnen (Fig. 39), welche gleich den Hauptsehnen eine gefiederte Anordnung ihrer Bündel besitzen, deren Richtung aber die umgekehrte ist. In Folge dieser Complication stellt der M. masseter einen mehrfach gefiederten Muskel (Musculus multipennatus) vor, dessen ganze Muskelmasse gegen den Angulus mandibulae convergirt. Diese Art der Gruppirung der Masseterbündel scheint mit der Concentration der Fasern in Zusammenhang zu stehen. Die Ursprungs- und die Insertionsflächen an den Knochen werden hierdurch im Verhältniss zur Mächtigkeit der Muskelmasse klein. Die Angriffspunkte werden unter dem intensiven Reiz stark verknöchert.

Bei *Choloepus* haben sich somit der Processus ventralis am Jochbein und der Angulus mandibulae am Unterkiefer stark entwickelt.

Die grosse Neigung der Fasern, eine Stellung in der Sagittalebene einzunehmen, führt zu einem combinirten Pressen des Unterkiefers nach vorn und oben gegen den Oberkiefer hin.

Im hinteren Theil ist der M. masseter frei, im vorderen Theil des Muskels sind die Orbitalbündel mit Bündeln des M. zygomatico-mandibularis so innig zusammengelöthet, dass die Grenze zwischen den beiden Bündelgruppen schwer zu ziehen ist. Eine schwach durchgeführte Kreuzung der Fasern giebt jedoch eine Andeutung davon, wo die Grenzgegend sich befindet, wie aus der Fig. 40 ersichtlich wird. Die besagte Verschmelzung muss jedoch secundärer Natur sein, weil die fraglichen Bündelgruppen von verschiedenen Nervenzweigen versorgt werden. Die Orbitalfasern des M. masseter bekommen ihren innervirenden Nerv von dem N. massetericus, der an der lateralen Seite des Unterkiefers schräg nach vorn und abwärts gegen den Hinterrand des Jochbeines zieht (Fig. 41), sich da in zwei Endäste gabelt, welche, jederseits am Jochbein vorbeilaufend, die beiden Ursprungszapfen (*llm* und *lmm*) des M. masseter aufsuchen. Das von der inneren Fläche des Processus jugalis squamosi und des Ligamentum jugale entspringende Muskelmaterial wird von dem N. zygomatico-mandibularis innervirt, nachdem derselbe zuerst Zweige für den M. temporalis abgegeben hat.

Obwohl der M. masseter von *Choloepus* gegenüber dem von *Ornithorhynchus* eine lange Entwickelung in eigenartiger Richtung durchlaufen hat, welche Entwickelung sich theils durch secundäre Verwachsungen zwischen seinen Muskeltheilen und den Nachbarmuskeln, theils durch Veränderung der Faserrichtung und Verschiebung der Kraftresultante, wie durch Vervollkommnung der inneren Architektonik kennzeichnet, so können doch alle diese Verhältnisse des Muskels von *Choloepus* auf indifferente Anordnungen im Bau des M. masseter des Schnabelthieres zurückgeführt werden.

Die Hauptwirkung des M. masseter wird beim Schnabelthier ein einfaches Heben des Unterkiefers gegen den Oberkiefer sein, um beim Kauen die Hornmolaren des ersteren gerade nach oben gegen diejenigen des letzteren anzudrücken. Möglicher Weise kommt dazu noch als Nebenwirkung ein Vorwärtsschieben der Mandibula durch die vordersten Masseterbündel zu Stande.

B. Pars zygomatico-mandibularis musc. masseterico-temporalis (Musculus zygomatico-mandibularis).

(Fig. 2—4.)

Der M. zygomatico-mandibularis liegt medial von dem M. masseter und zerfällt in zwei Portionen, die Pp. anterior und posterior.

Der durchlaufende Hauptstamm des N. massetericus hat zu der Spaltung beigetragen.

Ich werde hier mit der Beschreibung der P. posterior anfangen, weil diese Portion dem M. masseter näher steht.

a) Portio posterior.

(Fig. 2—4 *ppzm.*)

Die hintere Portion des M. zygomatico-mandibularis liegt medialwärts von dem hinteren (caudalen) Theile des M. masseter, caudalwärts von dem Stamme des N. massetericus und zugleich caudo-lateralwärts von der P. anterior musc. zygomatico-mandibularis.

Sie entsteht von der äusseren und inneren Fläche des hinteren Theiles des Jochbogens. Zahlreichere Bündel beginnen extra-jugal von dem ventralen Theil der äusseren Fläche des Bogens (Fig. 28 *omzm*); eine geringere Anzahl von Bündeln entspringt von der inneren Fläche des Zygoma von der Stelle, wo der Knochenbogen eine annähernd senkrechte Stellung einnimmt. Beide Bündelgruppen, die extra- und intrajugale, liegen dicht an einander und sind nicht von einander zu trennen. Der in die Muskelmasse eingekeilte Bogen hat nämlich bei der P. posterior m. zygomatico-mandibularis keine solche Spaltung hervorrufen können wie bei dem M. masseter (p. 8—9 [304—305]). Er scheint keine Rolle als abgrenzender Factor zu spielen. Wohl aber stellt, wie schon erwähnt, der Stamm des N. massetericus eine Grenze für die Ausbreitung der P. posterior nach vorn (rostralwärts) dar. Die äussersten Bündel der P. posterior entspringen mit kurzen Sehnen, alle übrigen Bündel beginnen fleischig.

Die Fasern der P. posterior gehen in ascendenter Richtung schräg ventral-rostralwärts. Einige kurze mediale Bündel (die in Fig. 3 und 4 mit *ppzm'* bezeichnet sind) heften sich am medio-dorsalen Rande der Fossa mandibularis an; die meisten Bündel jedoch verlaufen etwas mehr lateralwärts und dringen, indem sie convergiren und dabei einen schwachen Bogen nach vorn bilden, in den Unterkieferknochen hinein, wo sie an dem Boden und an den Wänden der ungemein tiefen Fossa mandibularis sich fleischig festsetzen (Fig. 13 *ppzm*, Fig. 3 und 28 *fm*). Die Insertion der P. posterior ist daher von aussen nicht völlig wahrnehmbar, sondern wird dies erst, wenn die hohe Knochenleiste abgebrochen wird, welche die äussere Wand der Fossa mandibularis bildet (vergl. Fig. 28, wo die Fossa mandibularis durch Punktirung angedeutet ist).

Zu den beiden angrenzenden Muskelabtheilungen hat die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis Beziehungen. Diejenigen zu dem Masseter wurden schon oben (p. 8 [304]) zum Theil berührt. Es sind einige vordere Bündel der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis, die in der Ursprungsgegend mit hinteren inneren Bündeln der Lam. lateralis des M. masseter zusammenhängen. Zwischen der P. posterior und der P. anterior musc. zygomatico-mandibularis befindet sich dagegen eine ganz feine, sagittal verlaufende Spalte, die oben die Vereinigungsstelle der beiden Jochbogenwurzeln in der Verlängerung der dorsalen Kante der unteren Wurzel berührt.

Trotzdem die bindegewebige Scheidewand zwischen den beiden Portionen des M. zygomatico-mandibularis recht dünn ist, könnte man vom rein myologischen Gesichtspunkte aus die genannten Muskelportionen als getrennte Bildungen ansprechen. Der oft erwähnte Zusammenhang zwischen der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis und dem M. masseter könnte aber auch den Eindruck erwecken, als ob das erstgenannte Muskelgebilde eine tiefliegende Schicht des M. masseter darstellte.

Die myologischen Befunde allein erlauben jedoch keine Entscheidung über die morphologische Bedeutung der bezüglichen Körpertheile. Es müssen auch neurologische Momente herbeigezogen werden, um die Frage zu beleuchten. MECKEL z. B., dem genügende Kenntnisse über die Innervation der fraglichen

Muskelgebilde fehlten, verblieb daher auch unsicher, als es galt, die Stellung des betreffenden Muskelmaterials zu präcisiren.

An einer Stelle seiner Monographie über *Ornithorhynchus* (p. 20) betrachtet er das besagte Muskelmaterial als zu dem M. temporalis gehörig, indem er die vordere Spitze des M. temporalis die blind endende Grube, in Wirklichkeit die Fossa mandibularis, an der lateralen Fläche des Ramus mandibulae (seine Fovea externa), ausfüllen lässt. Das Citat lautet: „Processus coronoideus brevissimus, fere nullus, infra ipsum in facie externa cavum coecum, duas lineas latum et altum, ad quatuor longum antrorsum directum, musculi temporalis extremo anteriore repletum."

An einer anderen Stelle derselben Monographie (p. 41) rechnet er die P. posterior m. zygomatico-mandibularis zu dem M. masseter, wie aus dem auf p. 7 [303] angegebenen Citat hervorgeht.

Wie mit Rücksicht auf den anerkannt sicheren Blick des berühmten Anatomen zu erwarten war, handelt es sich hier um ein thatsächlich indifferentes Gebilde. Die makroskopische Präparation der motorischen Trigeminusäste bei *Ornithorhynchus* zeigt nämlich, dass das in Frage stehende Muskelmaterial die innervirenden Nerven von zwei Seiten, von innen durch den N. zygomatico-mandibularis und von aussen durch den N. massetericus, bekommt (vergl. den neurologischen Abschnitt p. 62 [358]). Da nun aber unter den innervirenden Nervenzweigen die von dem N. zygomatico-mandibularis stammenden diejenigen, welche von dem N. massetericus kommen, an Stärke übertreffen, so fasse ich das besagte Muskelgebilde als eine Portio posterior des M. zygomatico-mandibularis auf.

Inwieweit in der sich nicht verleugnenden Masseter-Natur des erwähnten Muskelgebildes ein primitives Verhalten von *Ornithorhynchus* sich ausdrückt und ob nicht das Contingent des echten Masseter bei den höheren Säugethieren sich daraus ablöst, oder ob gerade umgekehrt das Material der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis im Laufe der Phylogenese mehr und mehr mit echtem Masseter-Material verschmilzt, werden nur ausgedehnte künftige Untersuchungen an einem reichen Material von Säugethieren entscheiden können. Zunächst kennt man die Innervationsverhältnisse der Masseterico-Temporalis-Gruppe bei Säugethieren nicht hinreichend genau, um in dieser Frage ein entscheidendes Urtheil geben zu können (vergl. ferner die Ausführungen im neurologischen Abschnitt).

Ich erlaube mir nur, in diesem Zusammenhange darauf aufmerksam zu machen, dass die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis bei *Ornithorhynchus* eine ganz primitive Insertion besitzt (vergl. die bezüglichen Ausführungen in dem osteologischen Abschnitt). Hierbei ist erstens zu bemerken, dass der in die tiefe Grube an der äusseren Fläche des Unterkieferknochens (Fossa mandibularis, Fig. 28 *fm*) eindringende, spitze Insertionstheil der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis thatsächlich medial von der Insertion des an der flachen Aussenfläche desselben Knochens sich ausbreitenden M. masseter liegt. Diese beiden Abtheilungen des M. masseterico-temporalis zeigen also eine Tendenz zur gegenseitigen Kreuzung. Indessen sind die Fasern des M. masseter nicht lang genug, um die Fasern der hinteren Portion des M. zygomatico-mandibularis zu überschreiten und dadurch eine vollständige Kreuzung zu Stande zu bringen, und ausserdem concentriren sich die Masseterfasern, wie gesagt, bei *Ornithorhynchus* in steil senkrechter Richtung ventralwärts und verlaufen nicht, wie es gewöhnlich bei Säugethieren der Fall ist, schräg caudal-ventralwärts.

Ich fasse diese unvollständige Kreuzung der angeführten Abtheilungen des M. masseterico-temporalis bei *Ornithorhynchus* als Kennzeichen eines ersten Stadiums der Weiterbildung des M. masseterico-temporalis auf und glaube nicht, dass sie auf Rückbildung beruht, obwohl selbstverständlich eine Rückbildung der Kauwerkzeuge bei einem Thiere, das seine echten Zähne verloren hat, auch stattgefunden haben muss.

Wären nämlich die Vorfahren von *Ornithorhynchus* mit der Kreuzung der fraglichen Muskelabschnitte weitergekommen als der recente *Ornithorhynchus*, so hätten sie wohl auch die gewonnene schräge Richtung

der Masseterfasern auf ihre Nachkommen (resp. auf *Ornithorhynchus*) übertragen müssen. Und es liegt auf der Hand, anzunehmen, dass die schräge Faserrichtung auch bei eingetretener Reduction hätte beibehalten werden können.

So hat sich wenigstens die Sache bei den zahnlosen Vermilingues abgespielt[1]. *Tamandua* hat z. B. einen sehr schräg gestellten, ja fast horizontal verlaufenden M. masseter (Taf. LVII + LVIII, Fig. 43) und einen deutlichen Angulus mandibulae (Fig. 44 *am*), also einen Knochenvorsprung, der zu der Ausbildung eines schräg gestellten M. masseter in Correlation steht. *Manis* hat ebenso einen ziemlich schräg gestellten M. masseter (Taf. LVII + LVIII, Fig. 46), obwohl der Angulus fehlt (Fig. 47).

Diese Organisationsverhältnisse lassen verstehen, dass die genannten Vermilingues von kauenden Vorfahren Merkmale ererbten, die sie auch bei später eintretender Reduction der Kauwerkzeuge nicht ganz aufgegeben haben. Und doch zeigen sie eine so weit fortgeschrittene Rückbildung, dass sie mit sehr kleinem Unterkiefer und schwachen Kaumuskeln versehen sind und das Kauen aufgegeben haben.

Ornithorhynchus dagegen, der mit seinen Hornzähnen noch ein Kauer ist und dementsprechend einen noch ziemlich starken Unterkiefer mit verhältnissmässig kräftigen Kaumuskeln besitzt, hat beinahe senkrecht gestellte Bündel des M. masseter.

Der Umstand, dass bei *Ornithorhynchus* die P. posterior m. zygomatico-mandibularis weiter ventral- und rostralwärts als der M. masseter reicht, ist auch eine unter den Säugethieren allein dastehende Erscheinung.

Zwar schreibt Kohlbrugge in seiner Arbeit über die Muskeln und Nerven der Primaten 1897, p. 26: „Bei Gorilla soll nach Ehlers die tiefe Schicht des M. masseter (die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis von *Ornithorhynchus* entspricht bei höheren Säugethieren demjenigen Theile der tiefen Schicht des M. masseter, ‚P. profunda' der Autoren, der hinter dem N. massetericus sich befindet) an der Insertion über die äussere hinausgreifen, also weiter ventralwärts als diese am Unterkiefer inseriren." Dazu ist jedoch zu bemerken, dass Ehlers bei Gorilla nicht „ventral"-, sondern „vorwärts" (rostral) im Auge hat.

Mit Rücksicht auf die Richtung, in welche die in Frage stehenden Fasern der „P. profunda" des Gorilla ziehen, sagt Ehlers 1881, p. 27: „Den Musculus masseter erwähne ich hier, weil in der Fig. 2 eine auf der starken Entwickelung seiner tiefen Schicht beruhende Gestaltung dargestellt ist. Diese besteht darin, dass diese Schicht über den vorderen Rand der äusseren Schicht hinausgreift, und damit ein Verhalten zeigt, womit sie von dem gleichen Theile der menschlichen Kiefermusculatur abweicht." Die Abbildung (Textfig. 1) zeigt deutlich, dass es sich hier um wirklich ungewöhnlich langgestreckte Fasern der tiefen Schicht (*ppfm*) handelt, die weit nach vorn (rostralwärts) reichen. Der von Ehlers geschilderte Befund bei dem von ihm untersuchten Gorilla scheint übrigens ein ausnahmsweises Verhalten zu repräsentiren, denn andere Autoren haben ihn bei diesem Anthropoiden nicht bemerkt.

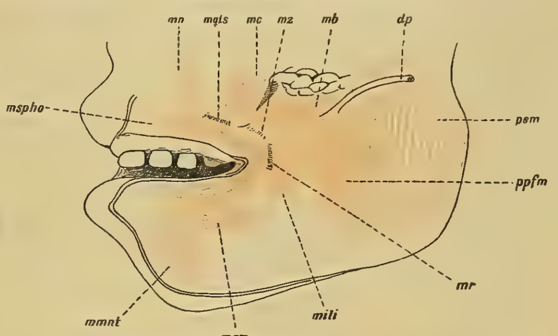


Fig. 1. Lateralansicht der Kiefer- und Antlitzmuskeln eines Gorilla. Verkl. 1/2. Nach Ehlers, 1881, Taf. I, Fig. 2. *dp* Ductus parotideus, *mb* Musculus buccinator, *mc* M. caninus, *mili* M. incisivus labii inferioris, *mmnt* M. mentalis, *mn* M. nasalis, *mqls* M. quadratus labii superioris, *mqm* M. quadratus menti, *mr* M. risorius, *mspho* M. sphincter oris, *mz* M. zygomaticus, *ppfm* Portio profunda musc. masseteris, *psm* Portio superficialis musc. masseteris.

Bischoff[2] fand bei den Kaumuskeln des Gorilla „nichts von der Anordnung beim Menschen Abweichendes", und Duvernoy[3] beschreibt die hintere Portion des Masseter als viel kleiner; sie soll nicht über die obere Hälfte des aufsteigenden Unterkieferastes reichen, an dessen äussere Fläche sie sich begiebt. Duvernoy giebt auch eine Seitenansicht der Kaumuskeln des Gorilla, nach welcher die äussere Portion des Masseter die innere vollständig zu bedecken scheint.

1) Hinsichtlich *Echidna* verweise ich auf die weiter unten zu behandelnde Myologie derselben.

2) Th. L. W. Bischoff, 1880, p. 6: „An dem Buccinator sowie den vier Kaumuskeln fand sich nichts von der Anordnung beim Menschen Abweichendes."

3) M. Duvernoy, 1855—1856, p. 182: „Il (le masseter) se compose de deux portions distinctes comme dans l'Orang, une postérieure, plus petite, qui repond à l'échancrure correspondante du bord inférieur de l'arcade zygomatique, et dont les faisceaux descendent un peu obliquement d'arrière en avant sur la face externe de la branche montante de la mandibule, où il ne tardent pas à se terminer, sans descendre au delà de la moitié supérieure."

Ausgeschlossen wäre auch nicht dasjenige Verhalten bei den Primaten, dass die längsten Fasern des M. zygomatico-mandibularis aus der P. anterior stammen könnten und gerade diejenigen wären, die am meisten vorwärts reichen sollten. Es giebt nämlich auch Säugethiere, bei denen die P. anterior sich weit nach vorn erstrecken kann, wie bei der Behandlung dieser Muskelportion näher dargelegt wird.

Eine derartige Ausdehnung des M. zygomatico-mandibularis nach vorn dürfte jedoch meines Erachtens eine secundäre Erscheinung sein. Dagegen bildet nach meinem Dafürhalten die früher geschilderte, relativ ventrale und rostrale Insertionsart der P. posterior bei *Ornithorhynchus* ein ganz eigenthümliches Characteristicum jenes Thieres.

Diese Insertion ist auch eine durchaus ursprüngliche, denn während der M. masseter (resp. P. superficialis der Autoren) an der Aussenfläche der Mandibula Platz findet (wo er im Laufe der Phylogenese unter Vergrösserung des Angulus mandibulae eine grössere Ansatzfläche und stärkere Entfaltung seiner Muskelmasse bekommt), wird der M. zygomatico-mandibularis zurückgedrängt. Diesen letzterwähnten Vorgang begleitet zugleich eine zunehmende Verknöcherung resp. Ausfüllung der Fossa mandibularis am Unterkiefer. Den Angulus hat der M. zygomatico-mandibularis von Anfang an nicht beherrscht und gewinnt auch später hier kein Bürgerrecht. Er verbleibt an der äusseren Fläche des Ramus mandibulae innerhalb der Ränder der ursprünglichen Fossa mandibularis am Unterkiefer festgeheftet, welche Grube bei einer Menge von Säugethieren ganz flach sein kann und dann schwer zu finden ist. Im Allgemeinen scheint die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis zur Rückbildung bestimmt zu sein.

Bei einigen Säugethieren fehlt die P. posterior vollständig. TULLBERG konnte bei *Anomalurus* und *Pedetes* keinen „Masseter medialis posterior", d. i. keine P. posterior m. zygomatico-mandibularis finden. Auch *Echidna* geht sie gänzlich ab.

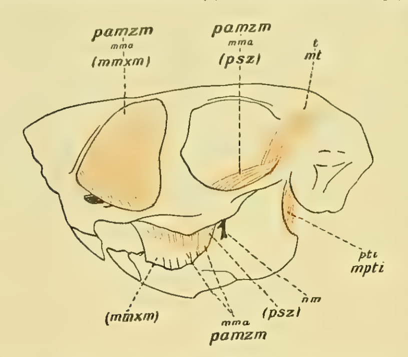


Fig. 2. Kaumuskeln von *Pedetes caffer*. $^2/_3$ nat. Gr. Nach TULLBERG (1899—1900), Taf. X, Fig. 9. Spiegelbild. Die Bezeichnungen des Originals sind in feiner Schrift, die in der vorliegenden Arbeit gebräuchlichen Bezeichnungen in grösserer Schrift gegeben. *mma* Masseter medialis anterior, *mmxm* Musculus maxillo-mandibularis, *mpti* M. pterygoideus internus, *mt* M. temporalis, *nm* Nervus massetericus, *pamzm* Portio anterior musc. zygomatico-mandibularis, *psz* P. suprazygomatica, *pti* Pterygoideus internus, *t* Temporalis.

Bei *Ornithorhynchus* tritt die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis physiologisch wohl als Antagonist der vordersten Masseterbündel auf und dürfte die Aufgabe haben, die Stellung der Gelenkköpfe des Unterkiefers zu reguliren.

b) Portio anterior.

(Fig. 2—4 *pazm.*)

Diese schwache Bündelgruppe liegt zwischen der P. posterior m. zygomatico-mandibularis und dem M. temporalis.

Sie beginnt fleischig von der medialen Fläche der oberen Jochbogenwurzel der P. posterior, also von demjenigen Theil der Wurzel, welcher sich nach oben und einwärts gegen den Schädel biegt. Die Fasern gehen schräg ventral-rostralwärts an dem M. massetericus vorbei und schliessen sich bei ihrer Insertion der mächtigen Temporalissehne an, die unmittelbar medialwärts von dem Processus coronoides sich festsetzt. Die Sehnenfasern der P. anterior repräsentiren dabei die äussersten und zugleich die hintersten Fäden der Temporalissehne. Diese Abtheilung des M. zygomatico-mandibularis enthält somit wohl bei *Ornithorhynchus* dasselbe Material wie die sogenannte Portio suprazygomatica (ALLEN) bei höheren Säugethieren.

Myologisch schliesst sich also die P. anterior m. zygomatico-mandibularis des *Ornithorhynchus* durch die gemeinsame Insertion dem M. temporalis an. Neurologisch hängt sie dagegen zunächst mit der P. posterior zusammen, da der N. zygomatico-mandibularis den beiden Portionen des M. zygomatico-mandibularis gemeinsam ist.

Dagegen steht die P. posterior, wie schon berührt wurde, myologisch sowohl hinsichtlich ihrer ventralen Insertion, als auch hinsichtlich der Verschmelzung des Fleisches der fraglichen Theile in näherer Beziehung zu dem M. masseter; und neurologisch existirt ebenso in gewissem Grade ein Zusammenhang zwischen diesen letzterwähnten Muskelgebilden (vergl. den neurolog. Abschnitt).

In Bezug auf ihren Ursprung zeigen die beiden genannten Portionen wohl ein ganz primitives eigenartiges Verhalten, d. h. einen Ursprung, der am meisten dem eines einheitlichen primitiven Zygomatico-mandibularis gleicht, der von einem Jochbogen entsprang, welcher bis zum Schädel über die Temporalmuskeln hinweg — in der Art und Weise, wie es noch bei den heutigen Monotremen der Fall ist — reichte und somit eine Brücke zwischen dem temporalen und masseterischen Bereiche bildete.

Endlich existirt bei *Ornithorhynchus* zwischen dem ganzen M. zygomatico-mandibularis und seinen Nachbarmuskeln, den Mm. masseter und temporalis, eine neurologische und damit auch genetische Verwandtschaft, welche sich darin ausspricht, dass die Nn. temporales profundi medius und posterior, sowie der N. zygomatico-mandibularis und N. massetericus gemeinsame Wurzeln haben.

ALLEN (1880, p. 35), der an höheren Säugethieren die „Portio suprazygomatica“, d. i. den M. zygomatico-mandibularis, durch makroskopische Präparation und an Gefrierschnitten untersucht und benannt hat, leitet diese Muskelabtheilung vom Masseter ab. LECHE (1888, p. 685) rechnet sie zu dem Temporalis. Keiner von beiden stützt sich jedoch auf Befunde der Innervation, die für gewöhnlich ausschlaggebend sein dürften. TOLDT, der die Nervenversorgung des betreffenden Muskelmaterials untersucht hat, schliesst sich der Ansicht LECHE's an und führt (1905, p. 69—72) embryologische und neurologische Beweise zur Stütze seiner Anschauung an. Die neurologischen Beweise entnimmt er hauptsächlich der Anatomie der Nager, beschreibt die Innervationsverhältnisse des M. zygomatico-mandibularis bei *Hystrix cristata* und giebt in der Fig. 5, Taf. 1, eine Abbildung von den Nerven der Masseterico-temporalis-Gruppe bei *Hystrix*. TOLDT legt besonders Gewicht darauf, dass der N. zygomatico-mandibularis, ehe er in seinen Muskel eindringt, einen Zweig dem M. temporalis abgiebt, spricht aber nicht davon, dass auch der N. massetericus bei *Hystrix* (soweit man aus der Fig. 5, Taf. I, der genannten Arbeit schliessen darf), ehe er den M. masseter versorgt, einen Zweig zu der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis sendet.

Eine ganz merkwürdige Erscheinung ist die vollkommene Zweitheilung des N. zygomatico-mandibularis, die mit den freien Portionen des M. zygomatico-mandibularis vollkommen übereinstimmt und ferner zum Zusammengehen des einen Zweiges mit dem N. temporalis profundus posterior und des anderen mit dem N. massetericus führt. In diesem Punkte scheinen die Fortschritte in der Differenzirung der Nerven Hand in Hand mit denen der Muskeln gegangen zu sein. Auch habe ich bei *Ornithorhynchus* eine Andeutung zur Spaltung des N. zygomatico-mandibularis als Varietät beobachtet (vergl. den Fall bei dem männlichen Exemplare des neurologischen Abschnittes). So auch bei *Talpa europaea*.

Welche Antwort die vergleichende Morphologie auf die Frage, inwiefern dem M. zygomatico-mandibularis Masseter- oder Temporalis-Natur zuzuschreiben sei, schliesslich auch geben mag, so kann sie doch nie die genetische Zusammengehörigkeit der 3 Componenten der Masseterico-temporalis-Gruppe erschüttern, welche durch die Innervation fest begründet ist. Dem M. zygomatico-mandibularis wird sie die Stellung eines vermittelnden Gliedes inmitten der Reihe des Muskeltriumvirates geben.

C. Pars temporalis musc. masseterico-temporalis (Musculus temporalis).

Auch von diesem Muskel giebt MECKEL (l. c. p. 41) eine treffende, aber kurze Beschreibung[1]). Da derselbe jedoch ziemlich complicirt gebaut ist, so dürfte eine ausführlichere Darstellung der einzelnen Theile wünschenswerth sein.

Man kann an dem Muskel 3 Köpfe unterscheiden: Caput anterius, C. medium und C. posterius. Der ganze Muskel ist, wie schon MECKEL angiebt, nicht sehr dick, aber ziemlich gross.

1) MECKEL, 1826, p. 41: „Ex his Temporalis, haud valde crassus, sed satis magnus, e latere capitis, parte posteriore foveam vel foramen, quod diximus, utriusque arcus zygomatici interpositum explens, parte inferiore a massetere tectus, ad ramum posteriorem maxillae inferioris tendit, et processui coronoideo angusto tendine inseritur.“

a) Caput posterius.
(Fig. 1—4 *cpt.*)

Das Caput posterius füllt nicht nur den Canalis temporalis (Brühl)[1]), wie Meckel meint[2]), aus, sondern erstreckt sich auch noch caudal hinter denselben. Es entsteht hauptsächlich von der äusseren Fläche der Ala pterotica mastoidei, aber auch zum geringeren Theile (Fig. 29 *ocpt*) innerhalb des Canalis temporalis von der oben und unten scharf gebogenen Umwandung desselben, also an den beiden Stellen vom Squamosum. Die Curve seiner Ursprungsfläche wird hierdurch noch mehr vergrössert.

Von der Ursprungsfläche ziehen die Bündel im Bogen rostral-ventralwärts über die innere Wand des Canalis temporalis hinweg, hierbei etwas convergirend, bis sie sich mit den hinteren Bündeln des Caput medium vereinigen.

Von den 3 Köpfen des M. temporalis ist das Caput posterius der kleinste, aber bei *Ornithorhynchus* im Vergleich zu *Echidna* breit und dick.

b) Caput medium.
(Fig. 1—4 *cmt.*)

Das Caput medium des M. temporalis bildet die Hauptmasse des Muskels. Es bedeckt das Planum temporale vor dem Canalis temporalis (Fig. 29 *ocmt*).

Die obere Grenzlinie der Ursprungsfläche folgt der Linea temporalis. Von hier entspringen seine längsten und stärksten Bündel. Die vom Planum temporale kommenden Fasern nehmen an Länge ab, je ventraler sie am Schädel angeheftet sind, so dass die kürzesten derselben von der unteren Umrisslinie dieser Ursprungsfläche stammen, welche Linie zur Hälfte längs der Linea infratemporalis (Fig. 29), zur Hälfte längs dem Rande, an welchem Facies temporalis und Facies orbitalis alae orbitalis praesphenoidei zusammenstossen, verläuft. Am oberen Rande der Orbitalhöhle, da, wo die letztgenannte Linie die Linea temporalis trifft, entspringen die am meisten vorwärts geschobenen Bündel der Muskelpartie. In dieser Ecke ist der Muskel am dünnsten.

Folgende Kranialknochen geben den Fasern des Caput medium Befestigung. Das grösste Contingent zur Bildung der Ursprungsfläche liefert das Parietale laterale; einen beträchtlichen Antheil nehmen auch Ala orbitalis praesphenoidei (mittelst ihres hinteren Theiles, d. h. der Facies temporalis) und Ala pterotica mastoidei (mittelst ihres vorderen Theiles) daran; eine nicht unbedeutende Anheftungsfläche bietet auch Squamosum mit dem vorderen Rande seiner oberen Jugalplatte dar; endlich stellt das Alisphenoid mit seiner dorso-rostralen Ecke dem Caput medium eine ganz kleine Fläche zur Verfügung (Fig. 29).

Gegenüber der eben beschriebenen Ursprungsfläche am knöchernen Schädel bietet die Fascia temporalis eine andere, der Form und Grösse nach ihr ungefähr entsprechende Ursprungsfläche dar (Fig. 2 und 3). Wie von jener die medialen bezw. tiefen Fasern des Muskels entspringen, so beginnen von dieser seine lateralen bezw. oberflächlichen Fasern. Dieselben nehmen gleichfalls an Länge ab, in dem Maasse, als sie sich von der Linea temporalis entfernen. Doch ist eine Spaltung des Caput medium in zwei Schichten, eine mediale und eine laterale, auf der Basis des verschiedenen Ursprunges dieser Theile bei *Ornithorhynchus* nicht durchgeführt. Im Gegentheil schliessen sich beide Hälften eng an einander und bilden ein Ganzes, einen gefiederten Muskel.

---

1) Brühl, 1891, Taf. XV. Fig. 2 *ca. temp.*

2) Meckel, 1826, p. 41: „Parte posteriore foveam vel foramen, quod diximus, utriusque arcus zygomatici interpositum, explens.“

Sämmtliche Fasern des C. medium verlaufen von oben nach abwärts (dorso-ventralwärts) und zugleich etwas nach aussen (lateralwärts) gegen die untere Oeffnung der Fossa temporalis (Fig. 1); die mittleren ziemlich vertical, die rostralen und caudalen nach vorn und hinten etwas convergirend. Längs des oberen Theiles der Vorderseite ist die Muskelpartie eine kurze Strecke mit dem C. anterius verwachsen, längs des unteren Theiles der Hinterseite mit dem C. posterius.

Letztgenannter inniger Zusammenhang mit dem C. posterius wird bis an die Insertion beibehalten, die mittelst einer kräftigen Sehne an der schroffen Dorsalfläche des Processus coronoides dorsal- und medialwärts von der Insertion des M. masseter, ebenso wie vor der Stelle, wo der N. massetericus über den dorsalen Unterkieferrand geht, stattfindet (Fig. 31 *icmpt*).

c) Caput anterius.
(Fig. 4.)

M. pterygoideus internus MECKEL.

Einheitlich in seinem Ursprungstheil, hat der volle und starke Muskelkopf sich in seinem Insertionstheil in zwei Zipfel, die Pars orbitalis (*pocat*) und P. sphenoidalis (*pscat*), gesondert, die getrennt inseriren.

Die Grenzen der Ursprungsfläche des ganzen C. anterius an der Facies orbitalis alae orbitalis des Praesphenoids und an der Facies orbitalis alae temporalis des Sphenoids sind meistens, namentlich bei älteren Thieren, scharf markirt (Fig. 29 *opot* + *opst*). Besonders deutlich, auch bei jungen Thieren, ist die laterale Umrisslinie. Die mediale Begrenzungslinie erstreckt sich vom hinteren Rande des Foramen rotundum längs des hinteren Randes des Foramen spheno-orbitale + opticum und biegt sich bogenförmig nach oben (dorsalwärts) zu der in der Gegend gerade oberhalb des Auges stattfindenden Begegnung mit der lateralen Contourlinie. Hier entspringen die stärksten Bündel.

Nach unten (ventralwärts) wird die Ursprungsfläche von einer Linie begrenzt, welche unweit hinter der Grenze der Facies orbitalis und Facies infratemporalis alae magnae verläuft. Die Fasern zeigen eine descendente, von oben und vorn schräg nach unten und hinten gehende Richtung.

Die oberen (dorsalen) und vorderen (rostralen) Bündel, die hier unter dem Namen Pars orbitalis (Fig. 4 *pocat*) zusammengefasst sind, sammeln sich zur Insertion mittelst einer eigenen, ziemlich kräftigen Sehne an der dorsalen Fläche der Wurzel des Processus mylo-hyoideus (Proc. coronoideus internus BRÜHL), ihre Spitze frei lassend, medialwärts von der Insertion der bereits erwähnten vereinigten Köpfe des Temporalis (Fig. 31 *ipot*). Diese Insertion hat schon MECKEL erwähnt und zugleich das C. anterius für den M. pterygoideus internus gehalten. Er sagt (l. c. p. 20): „Processulo coronoideo in facie interna opponitur alius, major, sursum retrorsumque directus, musculo pterygoideo interno fulcrum praebens."

Die unteren (ventralen), medialen und hinteren (caudalen) Bündel vereinigen sich zu einem separaten Theile, der von mir Pars sphenoidalis genannt wird und in Fig. 4 mit *pscat* bezeichnet ist. Die P. sphenoidalis inserirt etwas hinter der P. orbitalis separat an der medialen Fläche des Ramus mandibulae (Fig. 34 *ipst*). Diese hintere, untere Insertion hat MECKEL nicht angeführt. Sie ist mit der Insertion des M. temporalis anterior von *Echidna* zu vergleichen, bei *Ornithorhynchus* aber mehr nach vorn gelegen als bei dieser, was mit der mehr perpendiculär gestellten vorderen Portion des Masseter von *Ornithorhynchus* zusammenhängt. Sie steht nämlich der Mitte des Bezirkes der totalen Masseter-Insertion nach Art eines M. pterygoideus internus der höheren Säugethiere gegenüber und ist auch wie dieser Muskel als Synergist des Masseter zu betrachten.

Bei der Behandlung der Physiologie des fraglichen Muskeltheiles spricht MECKEL (l. c. p. 41) von den Mm. pterygoidei: „Pterygoidei, praecipue internus, fortes; ille maxillam introrsum, ductu transverso, hic praecipue antrorsum trahit."

Dass das C. anterius trotz einer gewissen Aehnlichkeit mit dem M. pterygoideus internus doch nichts mit diesem Muskel zu thun hat, sondern ein wahres Glied der Temporalis-Gruppe ist, geht nicht nur aus dem oben angeführten myologischen Zusammenhange mit dem Temporalis-Complexe hervor, sondern ist noch sicherer durch die Innervation von Seite des N. temporalis profundus anterior begründet (s. auch unten p. 20 [316]).

2. Musculus detrahens mandibulae[1]).

(Fig. 1—4, 10, 11 *mdm*, Fig. 12, 28, 32, 34 *omdm* u. *idm.*)

M. biventer MECKEL[2]).

Zwischen dem Schädel und dem Unterkiefer erstreckt sich ein Muskel, den MECKEL als kurz, aber stark bezeichnet.

Seine obersten (am meisten dorsalen) Bündel entspringen (Fig. 28 *omdm*) gleich oberhalb und hinter (dorso-caudal von) dem Kiefergelenk von der äusseren hinteren Fortsetzung des Jochbogens, oder mit anderen Worten, von dem dorso-nuchalen Rande der Glenoidalfläche des Squamosum, die scharfe, hintere Kante der unteren Jugalbrücke frei lassend. Diese Bündel verlaufen im Bogen, indem sie sich eng an die ventro-caudale Circumferenz des Kieferkopfes anschliessen und hier längs einer seichten Rinne hinziehen, und begeben sich nach dem hinteren (caudalen) Rand und der äusseren (lateralen) Fläche des Collum mandibulae. Ein Bündel, und zwar das vorderste äussere Bündel dieser Partie, hat einen sonderbaren Verlauf. Es geht vom Capitulum zum Collum mandibulae (Fig. 3 *mdm'* und Fig. 12 *omdm'*).

Die kräftigeren und zahlreicheren Bündel entspringen vom hinteren (caudalen) Rande und vom Kamme des Processus mastoides. Sie bilden die Hauptmasse des Muskels und gehen zum hinteren, breitgewölbten ventralen Rande des Unterkiefers (Fig. 12, 28, 32 und 34 *idm*), wo sie sich längs des gekrümmten Processus condyloides vom Kieferhalse bis zu der dem Proc. coronoides gegenüberstehenden Gegend der ventralen Fläche des Ramus mandibulae anheften, indem sie diesen ganzen gekrümmten Ast des Unterkiefers umfassen.

Auf Grund der Ausdehnung des Ursprunges und der Insertion dieses Muskels, der gekrümmten Form des Unterkiefer-Gelenkastes, der doppelten Convexität seines Gelenkkopfes und der flachen Glenoidalfläche am Schädel (näheres siehe im osteologischen Abschnitt) kann man schliessen, dass der Muskel mehrfache Functionen haben muss.

Eine wichtige Aufgabe dürfte ihm zufallen, indem er beim Zurückziehen des Unterkiefers nach hinten mitwirkt, wenn dieser hauptsächlich durch den M. pterygoideus externus, aber vielleicht auch durch die vordersten Bündel des M. masseter und durch das Caput anterius des M. temporalis nach vorn gerückt worden ist. Anderseits dürften auch die oberhalb des Kieferkopfes entstehenden Bündel, indem sie hinter dem Kiefer eine stützende Wand bilden, den Kiefer hindern, in seiner caudalwärts geöffneten Gelenkhöhle[3])

---

1) Obige Benennung wurde gewählt, um einer eventuellen Verwechslung mit dem M. digastricus s. biventer maxillae inferioris s. depressor mandibulae vorzubeugen. Dieser Muskel zeigt allerdings hinsichtlich seiner Lage eine grosse Aehnlichkeit mit dem hier zu besprechenden, kann aber auf Grund seiner völlig abweichenden Innervation (vergl. neurologischen Abschnitt) mit ihm nicht homologisirt werden. Auch die genaueste Durchmusterung des ganzen Verlaufes seines Nerven zeigte nirgends eine Anastomose mit dem Nervus facialis, wodurch ihm Facialiszweige zugeführt werden könnten.

2) J. F. MECKEL, 1826, p. 41: „Biventer, ut fere in omnibus mammalibus univenter, fortis, sed brevis, nonnisi toti ramo adscendenti maxillae inferioris inseritur." — J. F. MECKEL, 1829, p. 598: „Der Niederzieher ist bloss einbäuchig und kurz, aber stark, und heftet sich bloß an den aufsteigenden Unterkieferast." — Auch FÜRBRINGER (1904, p. 598) erwähnt den Muskel unter Verweis auf die Veröffentlichung von CH. WESTLING, sowie seine eigenen und meine Untersuchungen als einen Muskel von ähnlichem Verlaufe und ähnlicher Function wie den Musc. depressor mandibulae, aber von abweichender Innervation (durch den N. trigeminus).

3) MECKEL sagt (merkwürdiger Weise), sie sei hinten geschlossen, wie aus nachstehendem Citat (1826, p. 19) hervorgeht: „Cavitas articularis pro maxilla inferiore transversa, concava, extrorsum, praecipue introrsum et retrorsum clausa, antrorsum aperta."

zu weit nach hinten zu gleiten. Das Endresultat dieser beiden Aufgaben ist die Fixation des Kieferkopfes in seiner flachen Gelenkhöhle.

Ausserdem trägt der Muskel zweifelsohne zum Oeffnen des Mundes bei, indem er den Kiefer abwärts zieht. Das Herabziehen desselben wird wohl seine Hauptwirkung sein. Das zwischen zwei Punkten des festen Unterkieferknochens ausgespannte Bündel (Fig. 3 *mdm'*) kann natürlich keine Bewegung des Kiefers bewirken, sondern vermag nur den äusseren Rand des Muskels, d. h. denjenigen Rand, mit welchem die Fascia masseterica verbunden ist, zu stützen und zu fixiren.

Ueber die morphologische Bedeutung des M. detrahens mandibulae soll weiter unten bei *Echidna* (p. 38—43 [334—339]) behandelt werden.

3. Musculus pterygoideus externus.

(Fig. 1—4, 11 *mpte*, Fig. 34 *ipte*.)

Derjenige Muskel, der bei *Ornithorhynchus* dem M. pterygoideus externus des Menschen und der Säugethiere entspricht, ist kurz, aber dick, nach Meckel [1]) stark. Er durchläuft die Fossa infratemporalis und ist von der lateralen Seite her durch die Mm. temporalis und masseter bedeckt, so dass bei der Lateralansicht nur die hintere Spitze des Muskels zum Vorschein kommt (Fig. 1). An der Medialseite, im ventralen Bereiche seines Ursprunges ist der Muskel von dem nach aussen gebogenen, bei *Ornithorhynchus* bekanntlich frei und beweglich mit dem Schädel verbundenen Os pterygoideum bedeckt, ohne mit demselben in Verbindung zu stehen. An dieser Seite des Muskels verlaufen auch die grossen, hauptsächlich sensiblen Hauptzweige des Ramus III trigemini (Fig. 11).

Der Musc. pterygoideus externus entspringt ventral von dem Ursprunge des Caput medium und caudal hinter dem des Caput anterius des M. temporalis, fleischig von der vorderen Hälfte des Planum infratemporale des grossen Keilbeinflügels und mehr sehnig von der Ala temporalis palatini (Van Bemmelen).

Die am meisten dorsal beginnenden Fasern verlaufen in fast horizontaler Richtung caudalwärts nach dem dorsalen Rande des schlanken Collum mandibulae und heften sich an der Vorderfläche des Capitulum mandibulae (Fig. 33 *ipte*), sowie des angrenzenden Theiles des Collum an (Fig. 12 und 31 *ipte*). Diese dorsalen Fasern sind die längsten von allen Fasern des M. pterygoideus externus. Die folgenden, mehr ventral entspringenden Fasern, die von der Facies infratemporalis der Ala sphenoidalis kommen, weichen im Verlaufe allmählich von den dorsalen Fasern ab, indem sie eine successive stärkere Neigung, abwärts und lateralwärts zu verlaufen, um so ausgeprägter zeigen, je mehr ventral sie vom Schädel entspringen. Diejenigen Fasern, die von der Ala temporalis palatini (Van Bemmelen) kommen, bieten eine in der Hauptsache transversale Richtung dar.

Diese Divergenz der Fasern vergrössert beträchtlich die Insertionsfläche des Muskels, die von dem bereits angedeuteten Platze an der dorsalen Fläche des Collum sich nach vorn über die Medialfläche des Ramus mandibulae bis zu einem Punkte ausdehnt, der unterhalb der Spitze des Proc. mylo-hyoideus sich befindet. Zugleich senkt sich die Insertionsfläche successive von oben nach unten (dorso-ventralwärts) und wird dabei zugleich schmäler und schmäler, so dass sie in der Nähe des ventralen Unterkieferrandes sich in den schmalen Zwischenraum, der zwischen der Insertion der Pars sphenoidalis des Caput anterius musc. temporalis und der des M. detrahens mandibulae besteht, einkeilt (Fig. 34 *ipte*).

Die ununterbrochene Reihe der Fasern des M. pterygoideus externus dehnt sich somit über eine Insertionsfläche aus, welche die ungewöhnliche Länge von 13 mm hat, und dieses Verhalten übt hinsichtlich

1) J. F. Meckel, 1826, p. 41: „Pterygoidei, praecipue internus, fortes." — J. F. Meckel, 1829, p. 598: „Unter den Kaumuskeln ist der Schläfmuskel breit, aber nicht dick, die übrigen oberen Muskeln sind dagegen ansehnlich stark."

der Wirkung des Muskels den Einfluss aus, dass der Muskel einestheils bezüglich seiner dorsalen Fasern sich wie ein Pterygoideus externus verhält, d. h. den Unterkiefer nach vorn zieht, anderentheils bezüglich seiner ventralen Fasern sich auch zum Theil als ein Pterygoideus internus präsentirt (Fig. 11), indem er den Unterkiefer gegen den Oberkiefer aufhebt. Zugleich kommt bei einseitiger Wirkung der transversal verlaufenden vorderen Fasern eine Seitwärtsbewegung des Unterkiefers nach der entgegengesetzten Seite hin zu Stande, — etwa in derselben Weise, wie es bei den Wiederkäuern der Fall ist. Solche Seitwärtsbewegungen hat BENNETT beim lebenden Schnabelthiere während des Kauens beobachtet, denn BREHM-PECHUEL-LOESCHE theilt 1891, p. 725 nach BENNETT Folgendes mit: So oft das Thier den Schnabel aus dem Schlamm zurückzog, hatte es sicherlich etwas Fressbares darin, weil die Fresswerkzeuge dann in der ihm beim Kauen eigenen Bewegung nach seitwärts gerichtet waren".

Die Innervation documentirt den Muskel als einen echten Pterygoideus externus, der als solcher einheitlich und nicht weiter differentiirt ist.

II. Ventrale Muskeln.

(Taf. LI + LII, Fig. 9—12, 16, 17; Taf. LV + LVI, Fig. 32, 34, 37, 38.)

Meiner Meinung nach giebt es bei *Ornithorhynchus* keine reinen Kaumuskeln dieser Gruppe, d. h. Kiefermuskeln, welche von dem Schädel entspringen und durch Nervenäste des Ramus masticatorius ventralis nervi mandibularis (Fig. 20 *rv*) innervirt werden. Der M. pterygoideus internus wird, aller Wahrscheinlichkeit nach, bei *Ornithorhynchus* vermisst. Nicht einmal das Mikroskop zeigte in der ventral und medial von dem R. III trigemini befindlichen Gegend Muskelreste zwischen dem Schädel und dem Unterkiefer, d. h. an dem Platz, wo dieser Muskel bei den Säugethieren vorzukommen pflegt.

Zwar führt MECKEL [1]) bei *Ornithorhynchus* einen Muskel unter dem Namen M. pterygoideus internus an; die Natur dieses Muskelgebildes stimmt aber weder der Lage, Insertion und Innervation, noch seinen Beziehungen nach mit dem Charakter eines Pterygoideus internus überein. Denn dieser Muskel befindet sich, wie bereits p. 17—18 [313—314] erwähnt wurde, lateral anstatt medial von seinem Nervenhauptstamm, dem N. mandibularis seu Ramus III trigemini, entspringt dorsal anstatt ventral von dem M. pterygoideus externus, inserirt zum Theil am Dorsalrande des Unterkiefers anstatt nur an der inneren (medialen) Fläche desselben, wird von einem Nervenzweige des R. dorsalis anstatt von einem Aste des R. ventralis innervirt und ist endlich mit dem M. temporalis verbunden. In Anbetracht dieser Verhältnisse sah ich dieses Muskelgebilde als einen integrirenden Theil des M. temporalis an, rechnete es zu der dorsalen Kaumuskelgruppe und nannte es auf Grund seiner Lage und seiner Innervation Caput anterius musculi temporalis (p. 17—18 [313—314]).

Ob die Abwesenheit des M. pterygoideus internus bei den Monotremen eine Rückbildungserscheinung ist, oder ob dieser Muskel erst mit dem Typus der über den Monotremen stehenden echten Säugethiere entstanden ist, bleibt vorläufig eine offene Frage. GEGENBAUR (1898, Bd. I, p. 625) findet die bei den Sauropsiden als Mm. pterygoidei bezeichneten Kiefermuskeln als „nicht mit den bei Säugethieren bestehenden streng vergleichbar". Dieser Ansicht stimme ich gern bei [2]).

Nur zwei Muskeln, der M. depressor mandibulae anterior und M. mylo-hyoideus, sind bei *Ornithorhynchus* dem Unterkiefer zuzurechnen, und auch diese nicht ausschliesslich, da sie sich nicht zwischen

---

1) MECKEL, 1826, p. 20: „Processulo coronoideo in facie interna opponitur alius, major, sursum retrorsumque directus, musculo pterygoideo interno fulcrum praebens".
2) Vergl. auch den Nachtrag am Ende der Abhandlung.

dem Schädel und dem Kiefer befinden, sondern zwischen letzterem und dem Hyoid, zu welchem sowohl sie, wie auch ein dritter Muskel, der M. tympanico-hyoideus, nähere Beziehungen gewinnen.

Ein weiterer Muskel, der M. tensor tympani, steht in Relation zum Hammer.

Endlich herrscht über die Natur eines Muskels, d. h. des M. pterygo-spinosus, wegen des rudimentären Verhaltens desselben Unklarheit. Vielleicht weisen seine Beziehungen auf Relationen zum weichen Gaumen hin.

4. Musculus depressor mandibulae anterior.

(Fig. 9, 10 *mdma*, Fig. 28 *odma*.)

Stratum superficiale m. omo-mylohyoidei: MECKEL [1]); M. mylo-hoideus: COUES [2]).

Dieser flache, etwa 10 mm breite und ziemlich kräftige Muskel ist zwischen dem Unterkiefer und dem Hyoidapparat ausgespannt. Er wird, wie schon COUES ohne Namenangabe beschreibt, an seiner ventralen Fläche längs des vorderen Randes vom M. hyo-mandibularis RUGE (Fig. 9 *mhm*) bedeckt. Ebenso ziehen nahe seiner Insertion über seine Ventralfläche noch 2 Hautmuskeln hin: erstens ein nach RUGE [3]) von dem M. sphincter colli abgesprengtes und an dem Platysma inserirendes Bündel (Fig. 9 *fhpl*), der M. longitudinalis dorsi RUGE's, und zweitens der M. hyo-dermalis von COUES [4]) (Fig. 9 *mhd*). Er selbst bedeckt Theile der Mm. mylo-hyoideus, tympanico-hyoideus, styloideus und omo-hyoideus (Fig. 9 *moh*). Der M. depressor mandibulae anterior entspringt mit einer kurzen, aponeurotischen Sehne von der hinteren Hälfte der ventro-lateralen Fläche der verbreiterten Alveolarplatte des Unterkiefers (Fig. 28 *odma*).

Seine Fasern verlaufen schräg nach unten, hinten und zur Mitte (ventral-, caudal-, medialwärts) zu einem festen Bindegewebslager, das mehreren Muskeln Ansatz darbietet und mit dem Hyoidapparat in Verbindung steht (Fig. 9 u. 11). Hier setzt sich auch der M. depressor mandibulae anterior fest, längs einer etwa 17 mm langen Linie, lateral von der Anheftungsstelle der Mm. hyo-dermalis (COUES) und des oben erwähnten aberrirenden Bündels des M. sphincter colli (RUGE) und medial von denen der Mm. mylo-hyoideus, tympanico-hyoideus und styloideus. Von hinten greift der M. omo-hyoideus um die Endspitze seiner Sehne. Ein unbedeutendes Bündel des M. depressor mandibulae anterior berührt dabei den M. styloideus; die meisten Bündel thun dies aber nicht. Dagegen wiederholen einige von den hintersten Bündeln hinsichtlich des M. omo-hyoideus ein ähnliches Verhalten. Auf diesen letztgenannten Anschluss an den M. omo-hyoideus scheint jedoch MECKEL ein zu grosses Gewicht gelegt zu haben, indem er beide Muskeln als einen einheitlichen M. omo-mylohyoideus beschrieben hat [5]).

COUES nennt 1871 unseren Muskel irrthümlicher Weise M. mylo-hyoideus, obschon bereits MECKEL (1826) auf seine vom M. mylo-hyoideus abweichende Natur aufmerksam gemacht und zugleich angedeutet hat, dass der wahre M. mylo-hyoideus nicht fehlt [5]).

---

1) MECKEL, 1826, p. 43: „Ex illis (n. b. musculis ossis hyoidis) primus est omo-mylohyoideus. Hoc nomine venire debet musculus satis longus et latus, a parte scapulae coracoideae et quidem a marginis ipsius superioris dimidio minore externo oriundus. Initio simplex, infra ramo transverso ossis T-formis tectus adscendit, mox in stratum superficiale et profundum fissus. Profundum corpori hyoidis affigitur, superficiale extrorsum et antrorsum versum maxillae inferioris faciei internae, paullo ante ipsius extremum posticum inseritur. Quamvis musculus hic maxillae inferiori inseratur, minime haec ipsius pars pro mylohyoideo haberi debet, quum praeter ipsum verus mylohyoideus adsit, nec insertio, in faciem externam facta, conveniat."

2) COUES, 1869/70, p. 136: „The mylohyoid passes a little outward as it goes to the jaw, and is inserted fleshy upon the outside of the ramus, partly overlapping the latter" (m. omo-hyoideus) „and being itself partly overlapped by a muscle" [cum risorio comparandus (MECKEL) seu hyo-mandibularis (RUGE)].

3) G. RUGE, 1895, p. 133, Fig. 24: „Ich bin der Meinung, dass das betreffende tiefe Muskelgebilde dem M. sphincter colli zugehört, aber von diesem abgesprengt oder als ein Rest früherer bedeutenderer Einrichtungen aufzufassen sei."

4) C. COUES, 1869/70, p. 129: „An hyo-dermal muscle is thus formed: over the episternal bar, a curved fan- or horn-shaped set of fasciculi are developed from the inner surface of the panniculus: these curve inward as they pass forward, narrowing to definite fleshy insertion into the body of the os hyoides, on either side of its median line, in mutual apposition".

5) Siehe Anm. 1.

Der bei *Ornithorhynchus* an der Alveolarplatte so weit nach hinten reichende Ursprung kennzeichnet ein ursprüngliches Stadium gegenüber dem bei den höheren Mammalia gewöhnlich auf die vordere Hälfte des Unterkiefers beschränkten Anfang.

Wahrscheinlich hat der M. depressor mandibulae anterior sich als eine oberflächliche Schicht von dem M. mylo-hyoideus abgespaltet. Im Anfang seiner Entwickelung besass er wahrscheinlich transversal verlaufende Fasern nach demselben sphincter-ähnlichen Modus wie sein Muttermuskel (vergl. übrigens, auch hinsichtlich der Wirkung des Muskels, den myologischen Abschnitt von *Echidna*, p. 44—48 [340—344]).

5. Musculus mylo-hyoideus.

(Fig. 11 und 12 *mmh.*)

M. mylo-hyoideus: Cuvier, Meckel, Duvernoy.

Ein breiter, dünner Muskel, der im Verein mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite zwischen den beiden Hälften des Unterkiefers ausgespannt ist und mit ihm einen nach unten gewölbten Boden für die Mundhöhle bildet. Dieser Boden steht indirekt mit dem Hyoidapparat in Verbindung.

Nach Cuvier [1]), Meckel [2]) und Duvernoy [3]) füllen die Mm. mylo-hyoidei den zwischen den Unterkieferhälften befindlichen Raum vollständig aus. An meinen Präparaten reichen jedoch die dünnen Bäuche der Mm. mylo-hoidei nicht so weit nach vorn, sondern nur bis zu den vorderen Rändern der Hornmolaren. Hier füllt eine dünne Aponeurose den vorderen Theil des intermandibularen Raumes aus (Fig. 10—12).

An seiner ventralen Seite ist der Muskel von den Mm. sphincter colli, hyo-mandibularis und depressor mandibulae anterior bedeckt, wie auf Fig. 9 hinsichtlich der beiden letztgenannten Muskeln zu sehen ist; der zuerst erwähnte, oberflächlich gelagerte Muskel ist daselbst entfernt.

Der M. mylo-hyoideus entspringt von der medialen Fläche des Unterkiefers längs einer Linie, die dem ganzen inneren Alveolarrand des Molars folgt (Fig. 12 u. 34 *omh*) und nach hinten bis zum Processus mylo-hyoideus (Fig. 34 *pmh*) sich erstreckt, an dessen ventraler Fläche der Muskel am häufigsten angeheftet ist (Fig. 34 *omh*). Von hier an weiter caudalwärts bildet das Ligamentum pterygo-mandibulare (Fig. 12 *lptm*) [4]) die Basis eines aponeurotischen Ursprunges; und endlich gewährt das Os pterygoideum (Fig. 12 *pt*) mit seiner hinteren, freien Spitze die hinterste Anheftungsstelle für ein besonderes Bündel des Muskels, den Fasciculus pterygo-hyoideus (Fig. 12 *fpth*), der gegenüber den übrigen Muskelbündeln eine ziemlich separate Stellung einnehmen, auch, wie ich an einem Exemplar von *Ornithorhynchus* sah, ganz fehlen kann.

Von ihrem Ursprung ab verlaufen die Fasern des M. mylo-hyoideus medialwärts zu einem in der Mittellinie des Mundbodens befindlichen Sehnenstrang (Raphe) und zu einem im Zusammenhang mit diesem stehenden Bindegewebslager, welches zugleich verschiedenen anderen, bereits oben (p. 21 [317]) erwähnten Muskeln als Anheftungsstelle dient [5]). Von diesen heftet sich der M. mylo-hyoideus längs des äusseren

1) G. Cuvier, 1810, p. 261: „Beim Schnabelthier hat dieser Muskel eine sehnige Mittellinie, von der auf jeder Seite schräg von hinten nach vorn verlaufende Fasern ausgehen, die sich an den unteren Rand der Kieferäste bis zu ihrem Vereinigungswinkel setzen."

2) J. F. Meckel, 1826, p. 43: „Mylohyoideus, longus, triangularis a faciei maxillae inferioris internae maxima parte, a commissura scilicet ad extremum usque marginis horizontalis ortus, cum cognomine in linea mediana, cum modo dicto extremo postico confluit."

3) G. Cuvier, T. IV, 1835, 1. Partie, p. 491: „Dans l'Ornithorhynque une portion à fibres obliques d'arrière en avant s'attache au bord inférieur de la mâchoire jusqu'à l'angle de réunion des deux branches."

4) Dieses Ligament ist nicht mit dem gleichnamigen Bande bei den höheren Säugethieren zu verwechseln (vergl. auch den Nachtrag am Ende der Abhandlung).

5) Dieses Bindegewebslager ist mittelst zweier starker Bänder je an einer Seite der vorderen Spitzen des rechten und linken Cornu posterius hyoidei angeheftet. Zusammen mit diesen Bändern, die wie Sehnen der Mm. genio-hyoidei aussehen, bildet das Lager einen Bogen unter dem Zungenbeinapparat, der durch die mit ihm verbundenen Muskeln etwas vorwärts oder rückwärts gezogen werden kann.

Randes dieses Bindegewebslagers und ausserhalb der Insertion der Mm. hyo-mandibularis und depressor mandibulae anterior an.

An gewissen Stellen zeigen sich kleinere Unterbrechungen oder Spalten in der Reihe der Bündel in der Nähe ihres Ursprunges; diese Spalten werden caudalwärts successive grösser, so dass die letzte, gleich vor der Pterygoidspitze befindliche die grösste ist. In Folge dessen hat es den Anschein, als ob sich der Muskel nach hinten zu gewissermaassen in getrennte Muskelindividuen auflösen wollte. Da jedoch die Bündel gegen ihre Insertion zu sich wieder in ununterbrochener Reihenfolge an einander schliessen, so kann eine solche Sonderung nicht mit Recht als durchgeführt bezeichnet werden, nicht einmal hinsichtlich des Pterygoidbündels, welches bisweilen mit dem Haupttheil des M. mylo-hyoideus ganz verschmolzen ist, bisweilen aber auch ihm gegenüber eine grössere Selbständigkeit zeigt. Wegen dieses letzteren Befundes möge es im Folgenden noch eine kurze Besprechung finden.

Fasciculus pterygo-hyoideus (Fig. 12 *fpth*). Gegenüber den mehr ventral und oberflächlich gelagerten Faserzügen des M. mylo-hyoideus s. str. nimmt dieses Bündel eine mehr dorsale und tiefe Lage ein und wird in seinem vorderen Theile von dem ersteren bedeckt.

Seine Fasern verlaufen etwas schräg nach vorn und nach innen (rostral-medialwärts) und kreuzen dabei diejenigen der oberflächlichen, ventralen Schicht. Sie inseriren in der Mittellinie dorsal und rostral von den vom Ligamentum pterygo-mandibulare entspringenden Bündeln und zugleich ausserhalb der Insertion des M. depressor mandibulae anterior.

Dass der Fasciculus pterygo-hyoideus nicht als besonderes Muskelindividuum, sondern nur als eine Differenzirung des M. mylohyoideus anzusehen sei, wurde schon oben (p. 22 [318]) angegeben.

6. Musculus tympanico-hyoideus.

(Fig. 11, 12 und 16 *mth.*)

Dieser ziemlich kleine, dünne und flache Muskel entsteht fleischig von der ventralen Seite des vorderen, äusseren Abschnittes des Anulus tympanicus, ganz nahe der Berührungsstelle desselben mit dem Malleus.

Von hier verlaufen seine Fasern in rostral-medialer Richtung, kreuzen bald das Ligamentum pterygo-tympanicum (Fig. 12 *lptt*) und setzen dann, den Ductus submaxillaris seu Warthonianus ventral kreuzend, in demselben Niveau wie der M. mylo-hyoideus ihren Lauf zum Bindegewebslager unter dem Zungenbein fort. Hier inseriren sie unmittelbar hinter (caudal von) dem M. mylo-hyoideus und lateral von dem M. depressor mandibulae anterior.

Da dieser Muskel von einem Zweige des N. mylo-hyoideus versorgt wird, gehört er neurologisch mit den Mm. mylo-hyoideus und depressor mandibulae anterior zusammen. Diese 3 Muskeln bilden eine Gruppe, die man als Mylo-hyoideus-Gruppe bezeichnen könnte. Einige Autoren (Cuvier, Duvernoy, Coues u. A.) haben sogar diese Gruppe als einen einzigen Muskel, den M. mylo-hyoideus, angesprochen.

Zu dieser Gruppe ist auch ein Muskel (Fig. 9, 10—12 *mst*) gerechnet worden, der wegen seiner Innervation durch den N. facialis nicht hierher gehört. Er liegt caudal hinter dem M. tympanico-hyoideus und erweckt wegen seines platten und dünnen Bauches und wegen des Verlaufes seiner Fasern den Anschein der Zugehörigkeit zu der Mylo-hyoideus-Gruppe. Cuvier und Duvernoy haben ihn bei *Echidna* als eine Portion des M. mylo-hyoideus beschrieben (siehe hierüber näheres bei der Myologie von *Echidna*.) Cuvier's und Duvernoy's Beschreibung dieser ihrer Portion des M. mylo-hyoideus bei *Ornitho-*

rhynchus[1]) ist aber zu unklar, um richtig verstanden zu werden. Es scheint fast, als ob die genannten Autoren unseren Muskel bei *Ornithorhynchus* übersehen hätten. Doch kommt er auch bei *Ornithorhynchus* vor. Ich erwähne ihn kurz hier und bezeichne ihn als M. styloideus. Absichtlich vermeide ich hierbei den von MECKEL (1826, p. 43) und RUGE (1896, p. 341) angewendeten Namen: M. stylo-hyoideus, weil der M. stylo-hyoideus der höheren Säugethiere wohl eine abweichende Differenzirung bezw. spätere Erscheinung ist.

Ob, woran auch gedacht werden kann, der M. styloideus der Monotremen einen Muttermuskel für die Mm. stylo-hyoideus und depressor mandibulae posterior (hinterer Bauch des Digastricus) der höheren Mammalia darstelle, ist hier nicht zu entscheiden. Bei den niederen Wirbelthieren hat der M. styloideus der Monotremen wohl sein Homologon innerhalb der vom N. facialis innervirten Abtheilung des Constrictor-Sytemes der Regio intermandibularis resp. des Halses.

7. Musculus pterygo-spinosus.

Ich stelle die Vermuthung auf, dass die unbedeutenden Muskelreste, welche ich bei einem weiblichen Exemplar von *Ornithorhynchus* in der Rinne rostral vor dem Anulus tympanicus und medial vom Ramus III trigemini fand, sich mit dem, bei mehreren Säugethieren[2]) und besonders auch bei dem Menschen als Varietät angetroffenen Muskelrudiment, das von THANE (1890)[3]) und KREUTZER (1896) als Musculus pterygo-spinosus bezeichnet worden ist, identificiren lassen.

Der Muskel entsprang unmittelbar hinter dem Foramen ovale, da wo Os sphenoideum und Os petrosum zusammenstossen. Seine Fasern waren zum grössten Theil in Bindegewebsfasern umgewandelt. Nur in der Mitte des Muskelgebildes waren deutliche muskulöse Elemente noch erhalten. Die Fasern gingen horizontal in schräger Richtung nach vorn und nach innen (rostral-medialwärts) an die hintere Spitze des nach aussen gerichteten Os pterygoideum, sowie an die Sehnenbrücke, welche das Pterygoideum mit dem Anulus tympanicus verband, und auch an das ventral von diesem Ligament befindliche Bindegewebe. Die meisten Fasern setzten sich an der Spitze des Os pterygoideum fest.

Diese Insertionsart erlaubt Schlüsse betreffs der Function des Muskels. Falls der Muskel noch functionsfähig wäre, was er aber bei seiner jetzigen reducirten Gestalt kaum sein kann, dürfte seine Aufgabe darin bestehen, dass er eine Grenze für die Arbeit des Fasciculus pterygo-hyoideus setzt, wenn dieser Theil des M. mylo-hyoideus den freien Rand des Pterygoideum in ventro-medialer Richtung zu ziehen versucht. Der M. pterygo-spinosus trägt somit zur Fixirung des beweglichen Os pterygoideum in seiner nach aussen gerichteten Lage bei. Ausserdem schien noch ein vorgenommenes leichtes Ziehen an den Muskelfasern eine unbedeutende Verschiebung der Aponeurose zu bewirken, welche ventral von der Pterygoidspitze sich in das Velum palatinum fortsetzt.

Somit spannt der Muskel durch diese beiden Wirkungen das am Rande des Pterygoideum angeheftete Velum palatinum, durch die zuerst erwähnte indirect, durch die letzterwähnte Wirkung aber direct.

Es kann daran gedacht werden, die bei den höheren Säugethieren vorkommenden zwei Muskeln, den auf das Velum palatinum sich ausbreitenden M. tensor veli palatini und den an einem unbeweglichen Pterygoidknochen sich anheftenden rudimentären M. pterygo-spinosus, von einem, bei den Promammalia mit einem

1) CUVIER-DUVERNOY (IV, 1, 1835), p. 491: „Dans l'Ornithorhynque une portion du mylo-hyoïdien à fibres obliques d'arrière en avant s'attache au bord inférieur de la mâchoire jusqu'à l'angle de réunion des deux branches (wahrscheinlich der M. mylohyoideus); une seconde portion vient de l'hyoïde et de la base de la langue, qui s'avance jusqu'à la partie la plus reculée des branches de la mâchoire inférieure, à laquelle elle se fixe" (wahrscheinlich der M. depressor mandibulae anterior).

2) Ich habe ihn bei *Cynocephalus sphinx, Manis javanica, Tamandua tetradactyla* und *Choloepus didactylus* beobachtet.

3) Vergl. POLAND, 1890, p. 568.

beweglichen Pterygoideum verbundenen, undifferenzirten Muskel abzuleiten, der danach als Muttermuskel für die Mm. tensor veli palatini und pterygo-spinosus anzusprechen wäre. Doch bedarf es zur Sicherung dieser Vermuthung viel ausgebreiteterer Untersuchungen als die hier angestellten. Auch wäre hierbei die Frage zu erörtern, ob die Beweglichkeit des Pterygoids von *Ornithorhynchus* eine primäre oder sekundäre ist. (Vergl. den Nachtrag.)

Kostanecki[1]) sah bei *Ornithorhynchus* keinen M. tensor veli palatini, führt auch nicht an, ob der Muskel durch ein Ligamentum pterygo-spinosum vertreten wird.

Betreffs der Innervation des M. pterygo-spinosus verweise ich auf den neurologischen Theil von *Ornithorhynchus*.

Zur Ergänzung der Vergleichung des M. pterygo-spinosus von *Ornithorhynchus* mit entsprechenden Bildungen bei höheren Säugethieren füge ich hier kurze Beschreibungen des betreffenden Muskels bei *Choloepus didactylus*, *Manis javanica* und *Tamandua tetradactyla* bei.

Choloepus didactylus und ***Ch. hoffmanni.***

M. pterygo-spinosus.

(Taf. LVII + LVIII, Fig. 42 *mpts.*)

Bei einem jugendlichen *Choloepus didactylus* sah ich an beiden Seiten des Kopfes je einen rudimentären Muskel, von welchen in der Fig. 42 derjenige der linken Seite *mpts* abgebildet wurde. Er war zweiköpfig. Der grössere Kopf entsprang mit seinen meisten Fasern von einem dünnen Ligament, das wohl ein Ligamentum accessorium mediale vorstellen dürfte, da es vor der Fissura squamoso-petro-tympanica begann und sich an dem Halse des Gelenkfortsatzes des Unterkiefers hinter der Insertion des M. pterygoideus externus befestigte. Einige Fasern kamen aus der genannten Spalte in ähnlicher Weise wie die meisten Fasern des kleineren Kopfes heraus. Ausserdem konnte ein zu dem letztgenannten Kopfe gehörender feiner Sehnenstrang durch die Spalte in das Cavum tympani verfolgt werden, wo er sich im Bindegewebe, welches den Vorsprung des Tegmen tympani bedeckte, verlor.

Der grössere Bauch, anfangs von plattgedrückter Form, spitzte sich weiter gegen die Insertion hin zu; der kleinere Bauch war cylindrisch. Die Richtung der Fasern war eine schräge; sie gingen nämlich in ascendenter Richtung von hinten und oben nach vorn und abwärts, um sich unterhalb des Foramen ovale am Pterygoideum festzusetzen. Die Sehne des vorderen Kopfes begab sich hierbei zwischen Bündeln des M. pterygoideus internus an die Stelle, wo die Pars lateralis und die Pars medialis einander berührten. Durch die Spalte zwischen den beiden Köpfen des M. pterygo-spinosus drang der hintere, die Pars medialis innervirende Ast des N. pterygoideus internus.

An der rechten Seite des Schädels fehlte der vordere Kopf des M. pterygo-spinosus. Dagegen war hier der hintere Kopf kräftiger. Der hintere Ast des N. pterygoideus internus ging an der vorderen Kante des Muskels vorbei. Einige von den hintersten Muskelfasern stammten aus der Fissura squamoso-petro-tympanica. Stärkere, vordere Bündel entstanden ausserhalb der Spalte vom Squamosum. Die Fasern concentrirten sich auch hier gegen die Insertion hin und hatten den gleichen schrägen Verlauf von oben und hinten nach vorn und unten. Die Insertion fand am Pterygoideum unterhalb des Foramen ovale, aber oberhalb des Ursprunges des M. pterygoideus internus statt.

Während ihres Verlaufes lehnten sich die Muskeln der beiden Seiten an die laterale Fläche des M. pterygoideus internus, in der oberen, hinteren Ecke des Muskels, ohne jedoch mit ihm zu verwachsen.

Spuren dieses Muskels habe ich auch bei einem alten *Choloepus didactylus* an der Seite des Kopfes beobachtet

An der lateralen, dem Unterkiefer zugekehrten Seite des M. pterygoideus internus gingen einige parallel gestellte Muskelfasern quer über den Pterygoideus internus in derselben Richtung wie die Chorda tympani. Die obere Anheftung konnte nicht genau bestimmt werden. Der Muskel war übrigens hier fast vollkommen in Bindegewebe umgewandelt. Die untere Anheftung fand an der Bulla pterygoidea, in der Nähe des Foramen ovale statt.

Bei einem alten *Choloepus hoffmanni* war an der Stelle des oben beschriebenen Muskels ein straffes Ligament, das Ligamentum pterygo-spinosum (Civinini), ausgespannt.

1) K. v. Kostanecki, 1890, p. 31: „Ein Tensor veli ist“ (bei den Monotremen), „soweit ich beurtheilen kann, nicht vorhanden.“

Es ist noch zu bemerken, dass bei *Choloepus* der M. pterygo-spinosus gleichzeitig mit dem M. tensor veli palatini vorkommen kann, denn ich habe den M. tensor veli palatini sowohl bei *Ch. hoffmanni* als auch bei *Ch. didactylus* constatiren können, obwohl KOSTANECKI[1]) behauptet, er solle bei der ganzen Familie der Bradypodes fehlen.

Musculus tensor veli palatini.

Bei *Choloepus* beginnt dieser Muskel an der Stelle, wo er beim Menschen sehnig ist, d. h. an der Aponeurosis palatini, fleischig, und er ist da sehnig, wo er beim Menschen fleischig ist, d. h. an der äusseren Pterygoidalfläche. Er besitzt bei *Choloepus* die Form eines abgestumpften Dreieckes, das seine stumpfe Spitze lateralwärts richtet und mit seiner Basis medialwärts gekehrt ist. Die etwa transversal verlaufenden Fasern sind zu kurz, um die Mittellinie des Velums zu erreichen.

Manis javanica.

Bei *Manis javanica* glaube ich die Mm. pterygo-spinosus und tensor veli palatini in Verband mit einander gesehen zu haben.

Der M. tensor veli palatini kam mit seinen vorderen Fasern aus der Trommelhöhle; seine anderen Fasern entstanden in der Rinne am Pterygoideum. In seinem breiteren hinteren Theile war der Muskel sicher ein Tensor veli palatini, weil er über die laterale Fläche des Pterygoideum ausgebreitet war, von oben und hinten kommend, in ascendenter Richtung vorwärts und abwärts zog und, in eine platte Sehne umgewandelt, sich über den ventralen Rand des Pterygoideum in die Aponeurosis palatini ausbreitete. Für den Fall, dass der vordere schlanke Theil des Muskels — der an seinem Ursprunge unsicher blieb, übrigens aber dem oben (p. 25 [321]) beschriebenen schmäleren Bündel des M. pterygo-spinosus bei dem jugendlichen *Choloepus didactylus* (Fig. 42, Taf. LVII + LVIII, *mpts*), das aus der Trommelhöhle kam, sehr ähnlich war — wirklich einen M. pterygo-spinosus repräsentirte, so traten die beiden Mm. pterygo-spinosus und tensor vali palatini bei dem untersuchten Exemplare von *Manis javanica* zu einem Muskel vereint auf.

Tamandua tetradactyla.

(Fig. 45 *mpts.*)

An der rechten Seite des Kopfes eines Embryos von *Tamandua tetradactyla* kam ein kleiner Muskel, oberhalb der Chorda tympani verlaufend, vom Bereich derselben Spalte wie die Chorda selbst. Der Muskel entsprang an den die Spalte umrahmenden Knochen und begab sich lateralwärts von dem Ursprungstheil des M. pterygoideus internus, wobei er dessen Fasern kreuzte, nach dem Pterygoideum. Da er zwischen unbeweglichen Theilen ausgespannt war, wird er wohl ein Homologon des auch in der menschlichen Anatomie unter dem Namen M. pterygo-spinosus beschriebenen Muskels sein. Die Fasern verliefen in derselben Richtung wie die Chorda tympani.

Der Muskel bekam einen äusserst feinen Nervenast aus dem N. pterygoideus internus, den N. pterygospinosus. Derselbe begleitete eine kurze Strecke lang die Chorda tympani, ehe er definitiv sich zu seinem Muskel begab, um ihn zu innerviren.

8. Musculus tensor tympani.

(Fig. 16, 17 *mtt*; Fig. 38 *imtt.*)

Diesen Muskel hat ESCHWEILER 1899 an Serienschnitten mikroskopisch untersucht und giebt von ihm p. 573 folgende Beschreibung: „Der Musculus tensor tympani des Schnabelthieres besteht aus zwei Theilen. Der eine von diesen geht unmittelbar aus der Musculatur hervor, welche am hinteren, lateralen Choanenrand entspringt. Der zweite Bauch hat sein Wurzelgebiet an der Labyrinthwand. Er ist kürzer, dicker als der Rachenbauch und am Ursprung abgerundet. Mit dem Rachenbauch steht er insoweit in naher Verbindung, als er sich unmittelbar neben ihn legt und seine Fasern in gleicher Richtung verlaufen lässt. Es muss jedoch ausdrücklich bemerkt werden, dass sein Ursprung ein selbständiger ist. Beide Theile des Musculus tensor tympani gehen in dieselbe Endsehne über, welche sehr lang und schlank ist und unter spitzem Winkel am Hammer inserirt."

---

1) Siehe KOSTANECKI a. a. O.

Mit dieser Beschreibung stimmen in der Hauptsache auch meine Befunde überein. Doch ergaben meine Präparate keine sehr lange und schlanke, sondern eine platte und ziemlich breite Endsehne (Fig. 17). Sie setzte sich an dem abgeplatteten Theil des Malleus, hinter der Mitte dieses Knochens, unweit des inneren Randes desselben fest. Die Insertionslinie zeigte eine nach hinten und nach innen gerichtete Convexität (Fig. 38 *imtt*).

Die Fasern des Muskels gehen in der Richtung von vorn und innen schräg nach hinten und aussen (caudal-lateralwärts), und der Muskel dringt, von der Medialseite kommend, durch die Spalte, die oberhalb des Anulus tympanicus in die Trommelhöhle führt, in diese Höhle hinein und durchläuft sie, wobei er die Chorda tympani (Fig. 38 *cht*) dorsal kreuzt und die Scheidewand durchbohrt, durch welche die Trommelhöhle in zwei Abtheilungen gesondert wird.

Der ungewöhnlich breite Muskel macht den Eindruck, als ob er unter allen Säugethieren von der Körpergrösse des Schnabelthieres die relativ grösste voluminöse Entfaltung besitze.

Er wird durch einen Zweig des R. ventralis n. mandibularis, den N. tensor tympani, innervirt, der während einer kurzen Strecke dem N. mylo-hyoideus folgt (Fig. 19 u. 20 *ntt*).

Des weiteren sei auf die Beschreibung in dem myologischen Abschnitt von *Echidna* verwiesen.

B. *Echidna aculeata.*

I. Dorsale Muskeln.

(Taf. XLIX + L, Fig. 5—8; Taf. LI + LII, Fig. 14; Taf. LV + LVI, Fig. 30, 35, 36.)

Innervirt vom Ramus masticatorius dorsalis nervi mandibularis s. III. trigemini.

1. Musculus masseterico-temporalis.

(Fig. 5—8, 14 u. 30.)

A. Pars masseterica musc. masseterico-temporalis (Musculus masseter).

(Fig. 5, 6, 7, 14, 15 *mmr.*)

J. W. Fewkes beschreibt 1877 p. 113 den M. masseter der *Echidna* als „a small muscle of almost quadrangular shape“ und Toldt (1905, p. 123) „als eine einheitliche, verhältnissmässig dünne, parallelfaserige Muskelplatte“.

Das geringe Volumen des Muskels hängt selbstverständlich mit dem gänzlichen Mangel an Zähnen und mit der Rückbildung des Kiefers zusammen. Es ist deshalb natürlich, dass der Masseter von *Echidna* in Massenentfaltung seinem Homologon bei dem mit Hornzähnen und kräftigen Kiefern versehenen *Ornithorhynchus* erheblich nachsteht.

Fewkes schreibt (l. c.) dem M. masseter „a muscular origin and insertion“ zu. Hinsichtlich der Insertion bin ich mit ihm völlig einverstanden und bin auch bezüglich des Ursprunges geneigt, ihm zuzustimmen, da mein ausgewachsenes Exemplar von *Echidna* an der linken Seite (Fig. 5), wo normale Verhältnisse walteten, einen fleischigen Ursprung des M. masseter zeigte. An der rechten Seite des Thieres sah ich dagegen die vordersten Bündel dieser Muskelabtheilung mit kurzen Sehnenfasern von dem ventralen Rande des vorderen Endes des Pr. jugalis squamosi und von der Sehnenbrücke entspringen, welche zum Herstellen oder Vervollständigen des abnormalen rechten Arcus zygomaticus beitrug (Fig. 6). Auch beim Beuteljungen war ein ganz minimaler Sehnenrest an dem Ursprung der vordersten Bündel des M. masseter

zu sehen (Fig. 14). Vielleicht deutet dieser Rest auf eine stärkere Bauart des Muskels bei den Vorfahren von *Echidna.*

Betreffs des Ursprunges der vorderen Schicht vom Jochbogen äussert sich FEWKES (a. a. O.) noch folgendermaassen: „The muscle (masseter) arises from what corresponds to the lower edge of a zygomatic process." Hier kann zugefügt werden, dass der Muskel von der lateralen Kante des ventralen Jochbogenrandes entspringt (Fig. 15 *ommr*).

LECHE (1889, p. 689) specificirt, an welchem Knochen die Ursprungsfläche sich befindet, indem er sich dabei auf die Untersuchungen WESTLING's stützt. Er sagt (p. 686) von dem Masseter: „Er entspringt vom ventralen Rande des Proc. zygom. ossis temp. zwischen Kiefergelenk und einem Punkte dem Proc. coronoideus gegenüber." Trotzdem diese Angabe sehr genau ist, enthält sie doch, wie ich finde, insofern ein unsicheres Moment, als die relative Länge der beiden Processus jugales, welche bei *Echidna* den Jochbogen zusammensetzen, eine wechselnde zu sein scheint. So ist z. B. an einem mir zu Gebote stehenden Schädel einer ausgewachsenen *Echidna* aus der SEMON'schen Sammlung der Universität Jena der Proc. jugalis maxillae superioris sehr weit nach hinten gerückt (vergl. Fig. 5). Wenn der M. masseter an diesem Schädel (*f* im Materialverzeichniss) eine ähnliche Lage gehabt hätte, wie der Muskel an einem von mir zergliederten Exemplar (*d* im Materialverzeichniss), so könnte er nur von dem Proc. jugalis maxillae entsprungen sein (vergl. die Fig. 5). — TOLDT (1905, p. 123) lässt den Muskel von dem hinteren Abschnitt des Jochbogens von der lateralen Fläche desselben Ursprung nehmen.

Nach meiner Meinung dürfte der Ursprung des M. masseter folgendermaassen zu präcisiren sein: Das vorderste Bündel des M. masseter entspringt von einem Punkte an der lateralen Kante des ventralen Jochbogenrandes, welcher sich gegenüber dem P. coronoides der Mandibula befindet; das hinterste Bündel dagegen kommt von einer Stelle an der lateralen Kante des ventralen Jochbogens, welche in derselben Frontalebene liegt wie diejenige Stelle, wo der Vorderrand des M. pterygoideus externus bei der Insertion den oberen resp. lateralen Unterkieferrand berührt.

Bei der oben geschilderten Lage des M. masseter bilden wahrscheinlich nur in seltenen Fällen der eine oder der andere von den Jugalfortsätzen den knöchernen Boden für den Ursprung des Masseter. An den meisten Schädeln aber tragen die beiden Processus jugales zur Bildung desselben Bodens bei; bisweilen der eine, bisweilen der andere mehr. So geht z. B. aus den Figg. 14 u. 15 hervor, dass der M. masseter bei dem Beuteljungen von beiden Processus jugales entsteht. Die Ursprungslinie war an dem ausgewachsenen Exemplar etwa 12 mm lang.

Bezüglich der genaueren Präcisirung der Insertion des Masseter bei *Echidna* stimme ich im Wesentlichen den Angaben FEWKE's, LECHE's und TOLDT's bei.

Der erste Autor (l. c.) sagt: „It (der Masseter) is inserted into a curved line, corresponding with sigmoid notch, extending from the coronoid process to the angle of the jaw. The length of the insertion is about the same as the length of the origin."

Hierzu kann noch bemerkt werden, dass die Insertionslinie doch nicht ganz mit dem P. coronoides anfängt, sondern von einem Punkte, der etwa 2—3 mm schräg nach hinten und abwärts (caudal-ventralwärts) von diesem Vorsprunge liegt. Ausserdem kann zugefügt werden, dass die Convexität der Insertionscurve gegen den Angulus mandibulae gewendet ist, jedoch nicht so intensiv, dass der M. masseter allein den Angulus ausfüllen könnte. Auch TOLDT (1905, p. 123) hebt hervor, dass der Muskel sich an der lateralen Fläche des Kieferastes ansetzt, ohne jedoch weder den unteren und hinteren Kieferrand, noch den Kieferwinkel zu erreichen. Dass dieser Umstand auf eine Rückbildung des M. masseter zurückzuführen sei, ist möglich; doch möchte ich für eine solche Vermuthung nicht eintreten, und zwar aus dem Grunde,

weil die Spitze des Mandibularprocesses thatsächlich für den M. detrahens mandibulae reservirt zu sein scheint (vergl. den osteologischen Theil).

Die Fasern des M. masseter gehen im parallelen Verlaufe wegen der Drehung des Unterkiefers von aussen medialwärts und zugleich etwas schräg caudal-ventralwärts nach hinten und unten (Fig. 14).

B. Pars zygomatico-mandibularis musc. masseterico-temporalis (Musculus zygomatico-mandibularis Toldt).

(a) Portio posterior).

Diese Portion fehlt bei *Echidna*. Es entspringen nämlich bei diesem Thiere keine Muskelbündel von dem Jochbogen hinter dem N. massetericus. Dieser Nerv verläuft, wie in den Figg. 7 und 15 abgebildet ist (vergl. auch den neurologischen Abschnitt), an dem hinteren Rande der P. anterior musc. zygomatico-mandibularis vorbei.

b) Portio anterior.

Nach der Entfernung des M. masseter kommt eine tiefer liegende Muskelschicht zum Vorschein, welche von dem N. zygomatico-mandibularis (Fig. 7 *nzm*) innervirt wird und von Toldt mit dem Namen Musculus zygomatico-mandibularis belegt ist.

Da der fragliche Muskel medio-rostral von dem Stamme des N. massetericus sich befindet, entspricht er der P. anterior des M. zygomatico-mandibularis von *Ornithorhynchus*.

An meinem Präparate theilte eine feine Spalte die Muskelmasse in zwei ungleich grosse Theile. Der N. zygomatico-mandibularis drang in die Tiefe der Spalte hinein und versah von da aus die einander zugekehrten Seiten der beiden Muskelabtheilungen mit innervirenden Zweigen (vergl. den neurologischen Abschnitt von *Echidna*). Ich unterscheide die beiden Abtheilungen als Pars masseterica und Pars temporalis. Ob sie constant bei *Echidna* vorkommen, kann ich nicht entscheiden. Toldt beschreibt den Muskel von *Echidna* als einheitlich. Bei *Ornithorhynchus* fand auch ich den Muskel (d. i. P. anterior musc. zygomatico-mandibularis) einheitlich (p. 15 [311]).

α) Pars masseterica musc. zygomatico-mandibularis (Fig. 7 *pmmzm*).

Diese grössere, hintere und mehr laterale Muskelabtheilung entspringt von der medialen Kante des ventralen Jochbogenrandes mit einer etwa 7 mm langen Ursprungslinie, die mit derjenigen des M. masseter parallel ist. Die Fasern gehen von aussen nach innen (latero-medialwärts), die hinteren auch etwas schräg nach vorn (rostral-medialwärts), die vorderen in mehr querer Richtung medialwärts, wodurch die P. masseterica die Form eines ungleichseitigen Dreieckes bekommt, welches seinen längeren Schenkel nach hinten (caudalwärts) wendet, seinen kürzeren nach vorn (rostralwärts), seine Basis nach aussen (lateralwärts) und seine etwas abgestumpfte Spitze nach innen (medialwärts), nach der Insertion zu.

Die Insertion findet am lateralen (resp. dorsalen) Unterkieferrande in einer flachen Grube hinter dem Proc. coronoides, unmittelbar caudal von der dortigen Temporalis-Insertion statt. Aehnlich lässt auch Toldt (1905, p. 123) seinen M. zygomatico-mandibularis entlang dem oberen Rande des Unterkieferastes, hinter dem Kronenfortsatze und theilweise noch an diesem selbst sich fleischig ansetzen. Meine Pars masseterica wird demnach wohl derjenigen Bündelgruppe des M. zygomatico-mandibularis von Toldt entsprechen, die hinter dem Kronenfortsatze sich festsetzt. Bezüglich ihrer Beziehungen erinnert die Pars masseterica des M. zygomatico-mandibularis von *Echidna* an denjenigen Theil der Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis von *Ornithorhynchus* (p. 11 [307]), welcher sich an dem dorsalen Rand der Fossa mandibularis befestigt (vergl. auch Fig. 3—4 *ppzm'* und Fig. 31 *ippmzm'*).

β) Pars temporalis musc. zygomatico-mandibularis (Fig. 7 *ptmzm*).

Die kleinere, mehr rostral- und medialwärts gelegene Abtheilung des M. zygomatico-mandibularis entspringt etwas höher von der Squamosalplatte, welche die obere Wurzel des Jochbogens herstellt. Sie kommt, wie die Pars masseterica, von der medialen Fläche des Knochens, hat denselben Faserverlauf und dieselbe Form wie diese.

Alle diese vielen Aehnlichkeiten zwischen den beiden genannten Muskelabtheilungen deuten auf sehr wenig fortgeschrittene Differenzirungsvorgänge hin. Nur eine Eigenartigkeit konnte der Pars temporalis zugeschrieben werden: sie ist nicht so selbständig wie die Pars masseterica, indem sie an ihrer Insertion die hintersten Sehnenfasern des Caput posterius musc. temporalis berührt, und zwar gerade da, wo dieser Kopf des Temporalmuskels sich am Proc. coronoides anheftet. Die Pars temporalis wird wohl demnach denjenigen Bündeln des M. zygomatico-temporalis entsprechen, welche Toldt am Proc. coronoides sich festsetzen lässt.

Wennschon die oben angedeutete, bei *Echidna* eingeleitete Differenzirung sich nur im Stadium des Beginnens befindet, so giebt es doch andere Säugethiere, die sie weitergeführt haben. Ich habe sie bei gewissen Insectivoren: *Erinaceus, Ericulus, Talpa, Crossopus, Sorex* und *Blarina* verfolgen können (Taf. LVII + LVIII, Fig. 48, 49, *Ericulus setosus, Crossopus fodiens*; Textfig. 3, *Talpa europaea*). Dobson (1882) führt

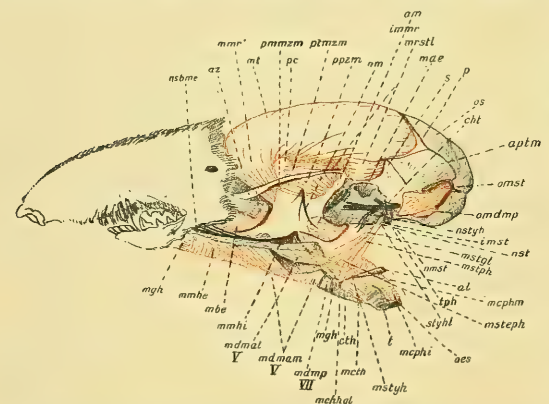


Fig. 3. Lateralansicht der Kiefermuskeln von *Talpa europaea*. Vergr. 2:1. Der Musculus masseter (*mmr* und *immr*) ist entfernt, weshalb die tiefer liegenden Abtheilungen (*pmmzm*, *ppzm* und *ptmzm*) des M. zygomatico-mandibularis sichtbar sind. *al* Arteria lingualis, *am* Angulus mandibulae, *aptm* Ala pterotica mastoidei, *az* Arcus zygomaticus, *cht* Chorda tympani, *cth* Cartilago thyreoidea, *immr* Insertio musc. masseteris, *imst* Insertio musc. mastoideo-styloidei, *mae* Meatus auditorius externus, *mbe* M. buccinator externus, *mchhgl* M. chondro-hyoglossus, *mcphi* M. constrictor pharyngis inferior, *mcphm* M. constrictor pharyngis medius, *mcth* M. crico-thyreoideus, *mdmal* M. depressor mandibulae anterior lateralis, *mdmam* M. depressor mandibulae anterior medialis, *mdmp* M. depressor mandibulae posterior, *mgh* M. geniohyoideus, *mmhe* M. mylohyoideus externus, *mmhi* M. mylohyoideus internus, *mmr* M. masseter, *mrstl* MM. rostrales et labiales, *msteph* M. stylo-epihyoideus, *mstgl* M. styloglossus, *mstph* M. stylopharyngeus, *mstyh* M. stylohyoideus, *mt* M. temporalis, *nm* Nervus massetericus, *nmst* N. mastoideo-styloideus, *nsbme* N. submentalis, *nst* N. styloideus, *nstyh* N. stylohyoideus, *oes* Oesophagus, *omdmp* Origo musc. depressoris mandibulae posterioris, *omst* Origo musc. mastoideo-styloidei, *os* Occipitale superius, *p* Parietale, *pc* Processus coronoides, *pmmzm* Pars masseterica musc. zygomatico-mandibularis, *ppzm* Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis, *ptmzm* Pars temporalis musc. zygomatico-mandibularis, *s* Squamosum, *styhl* Stylohyale, *t* Trachea, *tph* Tympanohyale, *V* N. trigeminus, *VII* N. facialis.

ausser *Erinaceus* noch *Gymnura* an. Mivart (vergl. weiter unten) nennt *Centetes*. Den mässig breiten, gekrümmt verlaufenden Muskelabschnitt *ptmzm*, der an den oben angegebenen Figuren von *Ericulus* und *Crossopus* zu sehen ist und theils von der Temporalfascie, theils von einem Höcker an der hinteren Jochbogenwurzel entspringt und mit der Temporalissehne an dem vorderen Rande des Pr. coronoides inserirt, halte ich für das Homologon einer Pars temporalis des M. zygomatico-mandibularis von *Echidna*. Die gekrümmt verlaufende Muskelabtheilung steht bei *Ericulus* mit gerade verlaufenden Bündeln in Verbindung, welche am Processus coronoides inseriren. Ich sehe dieselben als zu demselben Material gehörend an. Sie sind deshalb auch mit *ptmzm* bezeichnet worden. Bei *Talpa* werden diese letzteren geradverlaufenden Bündel wiedergefunden, die krummen aber fehlen. Hinter und unter dem Pr. coronoides, hoch am Ramus mandibulae, inseriren sich kurze, gerade verlaufende Bündel, die gleichfalls am Jochbogen entstehen. Diese Bündel (*pmmzm*) rechne ich, soweit sie vor dem N. massetericus sich befinden, zu der Pars masseterica musc. zygomatico-mandibularis. Hinter dem N. massetericus befindliche Bündel (*ppzm*), von denen *Talpa* ein breites Lager zeigt und *Ericulus* auch Reste aufweisen kann, fasse ich als Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis auf.

MAISONNEUVE (1878, p. 162) und ALLEN (1880) rechnen den gekrümmt verlaufenden Muskel zu dem Masseter. ALLEN sagt von diesem Muskel (d. i. seiner Portio suprazygomatica) bei *Centetes*, p. 387, indem er CUVIER und LAURILLARD citirt: „In the description of the myology of *Erinaceus* (resp. *Centetes*) *ecaudatus* the authors (CUVIER and LAURILLARD) use the following language: Between the crotophytae (temporal) and the masseter muscles in the position of the absent malar bone a red muscle-fascicle is seen, which we have been unable to identify. It is lost posteriorly upon the temporal aponeurosis and passes under the masseter to be inserted upon the anterior border of the ascending ramus of the mandible. I (ALLEN) do not hesitate, to classify this slip with the suprazygomatic slip of the masseter" und fügt noch zu: „Nothing to invalidate such identification can be presented excepting the fact, that the slip has an alleged origin from the temporal aponeurosis."

Ich finde den Ursprung von der Fascia temporalis ganz verständlich, wenn man sich erinnert, dass der primitive Ursprung der „P. suprazygomatica" an der oberen Jochbogenwurzel stattgefunden hat. Bei eingetretener Reduction des knöchernen Bodens kann die Muskelportion nur dann ihren Platz unveränderlich beibehalten, wenn sie mittelst oberer Fasern an die Fascia temporalis festgeheftet ist, welche Fascie als Nachfolger des verschwundenen Jochbogenvorsprunges auftritt. Mittelst unterer Fasern kann sie dagegen an der oberen Kante des Proc. zygomaticus temporalis festsitzen. In dieser Form habe ich sie bei *Blarina* gesehen.

ALLEN (1880) erwähnt nichts von der hier berührten Pars masseterica musc. zygomatico-mandibularis. DOBSON (1882, p. 24, 44, 48) rechnet alle Abtheilungen des M. zygomatico-mandibularis zu dem Temporalis, nennt sie Zygomatic portions des Temporalis, beschreibt sie bei *Gymnura* und *Erinaceus* und behauptet, dass sie bei *Centetes* mit dem Jochbogen verloren gegangen seien. Den M. masseter fasst er dagegen als eine einfache Bildung auf.

Dass die Pars masseterica und P. temporalis von *Echidna* nur Theile eines einheitlichen Muskelgebildes, der Portio anterior musc. zygomatico-mandibularis, vorstellen, fällt sofort ins Auge. Die Spalte zwischen beiden Muskeltheilen, in welche der innervirende Nervenzweig (Fig. 7 *nzm*) eindringt, ist zu fein, um die Continuität der Bündelreihe des fraglichen Muskelgebildes erheblich zu stören. Bei *Echidna* ist die P. anterior stärker entwickelt als bei *Ornithorhynchus* — ein Umstand, der vielleicht mit der Abwesenheit einer P. posterior in Verbindung zu bringen ist. In dem Falle, wo das vordere Zwillingsgebilde, die P. anterior, verhältnissmässig stark ist (*Echidna*), kann der N. massetericus nach hinten verlagert sein und am Collum mandibulae nahe dem Caput mandibulae über den dorsalen (bezw. lateralen) Unterkieferrand ziehen. In dem Falle dagegen, wo das hintere Zwillingsgebilde, die P. posterior, grösser ist (*Ornithorynchus*), geht der N. massetericus nahe an dem Proc. coronoides über den dorsalen Rand des Unterkiefers. Die P. anterior, welche medialwärts von dem Stamme des N. massetericus sich befindet, ist übrigens in ihrer Ausbreitung am Jochbogen von diesem Nervenstamm nicht gehindert. Dies ist jedoch der Fall hinsichtlich der P. posterior, welche lateral von dem Nerven liegt. Auch TOLDT (1905, p. 142) betont für *Echidna* die sehr einfache Anordnung des Muskels gegenüber dem N. massetericus.

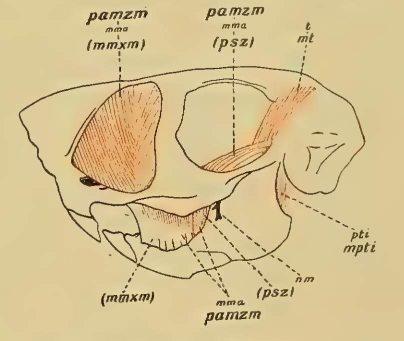


Fig. 4. Kaumuskeln von *Pedetes caffer*. $^2/_3$ nat. Gr. Nach TULLBERG (1899—1900), Taf. X, Fig. 9. Spiegelbild. Die Bezeichnungen des Originals sind in feiner Schrift, die in der vorliegenden Arbeit gebräuchlichen Bezeichnungen in grösserer Schrift gegeben. *mma* Masseter medialis anterior, *mmxm* Musculus maxillo-mandibularis, *mpti* M. pterygoideus internus, *mt* M temporalis, *nm* Nervus massetericus, *pamzm* Portio anterior musc. zygomatico-mandibularis, *psz* P. suprazygomatica, *pti* Pterygoideus internus, *t* Temporalis.

Die P. anterior musc. zygomatico-mandibularis kann in Folge der oben angeführten Umstände bei den verschiedenen Säugethieren leichter nach Form und Grösse variiren als die P. posterior. Am stärksten ist die P. anterior musc. zygomatico-mandibularis wohl bei gewissen Nagern entfaltet, bei welchen Thieren sie zur Bildung der von MECKEL 1809/10 (in seiner Uebersetzung von G. CUVIER's Vorlesungen etc., P. III, p. 54) zuerst

beschriebenen, von CUVIER und DUVERNOY später 1835 (in der zweiten Edition der Anatomie comparée, Vol. IV, Part I, p. 67) Mandibulo-maxillien, von TOLDT (1905) M. maxillo-mandibularis genannten Muskelbildung geführt hat (siehe Textfig. 4).

Für die nahe genetische Verwandtschaft der beiden Portionen des M. zygomatico-mandibularis bürgt die gemeinsame Innervation durch den N. zygomatico-mandibularis. Daher kommt wohl auch, dass die genannten Muskelportionen wieder leicht verwachsen können, so dass der N. massetericus durch das Fleisch eines einheitlichen M. zygomatico-mandibularis zu dringen scheint.

Dass der Muskel auch in dieser Form hinsichtlich seiner einzelnen Theile verschiedenen Charakter aufweisen kann, zeigt die Fig. 41, Taf. LVII + LVIII, von *Choloepus hoffmanni*. Bei diesem Thiere inseriren die äussersten Bündel der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis sehnig an der äusseren Fläche des Ramus mandibulae an und hinter der Basis des Proc. coronoides, während mehr medial von dem Proc. zygomaticus temporalis entspringende Bündel fleischige Anheftung am Unterkiefer zeigen, — ein Verhalten, das an gewisse Differenzirungsformen des M. zygomatico-mandibularis, die von ALLEN (1880) bei Raubthieren beobachtet und beschrieben worden sind, erinnert. Bemerkenswerth ist auch die secundäre Verschmelzung der P. anterior musc. zygomatico-mandibularis mit interjugal entspringenden Bündeln des M. masseter, weil dadurch bei *Choloepus* das intrajugal beginnende und am Unterkiefer inserirende Muskelmaterial nicht ausschliesslich dem M. zygomatico-mandibularis zugehört, wie es bei den Nagern der Fall ist, sondern von verschiedenen Quellen herrührt.

Die von älteren Anatomen bei Säugethieren beschriebene innere Schicht, die sogenannte Portio profunda des M. masseter, die aus intrajugal entspringendem Material aufgebaut ist, kann also bisweilen heterogener Structur sein.

In dem Umstand, dass der M. zygomatico-mandibularis bei *Echidna* nicht so weit medialwärts (resp. ventral- und rostralwärts) wie der M. masseter reicht, ist ein Merkmal gegeben, welches die Gattung *Echidna* von der Gattung *Ornithorhynchus* erheblich entfernt und sie den übrigen Mammalia mehr annähert.

C. Pars temporalis musc. masseterico-temporalis (Musculus temporalis).

(Fig. 5—7 *mt.*)

M. temporalis der Autoren.

Hinsichtlich seiner, von allen über ihn handelnden Autoren hervorgehobenen, Unansehnlichkeit erinnert der M. temporalis von *Echidna* etwas an den Muskel bei *Tamandua tetradactyla*; und wenn man von der hinteren, innerhalb des Canalis temporalis gelegenen Spitze des Muskels von *Echidna* absieht — da ja kein Placentalier einen mit Musculatur erfüllten Canalis temporalis hat —, so nähern sich die Mm. temporales von *Echidna* und *Tamandua tetradactyla* einander auch im Bau. In der Hauptsache handelt es sich hier um Parallelen, welche durch Degeneration der Kauvorrichtungen der betreffenden Thiere erworben wurden und welche auf Aehnlichkeit der Lebensweise beruhen; eine gewisse, aber recht entfernte Verwandtschaft soll dabei nicht abgesprochen werden.

Der Bauplan des Temporalis von *Echidna* steht indessen ohne Zweifel dem von *Ornithorhynchus* am nächsten.

Ebenso wie bei *Ornithorhynchus* füllt er bei *Echidna* die ganze Fossa temporalis oder „The posterior part of the orbital foramen" [FEWKES, 1877, p. 113][1]) und ist von der lateralen Seite her zum Theil von der breiten Squamosalplatte bedeckt (Fig. 5). Dagegen zeigt er, wie bereits angedeutet, bei *Echidna*, die kein Kauer ist, keine so kräftige Entfaltung wie bei *Ornithorhynchus*. FEWKES schreibt ihm eine ähnliche Wirkung wie beim Menschen zu; diese Aehnlichkeit ist eine geringe.

Wie bei *Ornithorhynchus* können 3 Köpfe, Caput posterius, C. medium und C. anterius unterschieden werden.

1) Hier confundirt FEWKES die Augenhöhle und die mit ihr verbundene Fossa temporalis unter den gemeinsamen Namen „Orbital foramen". „The posterior part" wird demnach die Fossa temporalis bedeuten.

2) FEWKES, 1877, p. 113: „Its function is similar to that of the Temporalis in human anatomy."

a) Caput posterius.

(Fig. 7, 27 *cpt*; Fig. 8, 30 *ocpt*; Fig. 35, 36 *icmpt.*)

Die Bemerkung bezüglich der rudimentären Natur des M. temporalis gilt ganz speciell für den hinteren Kopf desselben, der viel schmäler als sein Homologon bei *Ornithorhynchus* ist und auch insofern eine relativ geringere Länge hat, als er den ganzen Canalis temporalis nicht ausfüllt und noch weniger als bei *Ornithorhynchus* hinter die obere Jochbogenwurzel reicht (Fig. 5 u. 7). Allerdings ist dieser Kanal bei *Echidna* länger als bei *Ornithorhynchus*, wodurch die Differenz in der Länge bezüglich der hinteren Temporalis-Köpfe bei den beiden Monotremengattungen ziemlich ausgeglichen wird. TOLDT (1905) scheint den Ursprung des Cap. posterius im Temporalkanal nicht genauer verfolgt zu haben; er giebt (p. 123) nur an, dass der Ursprung des M. temporalis auch „in jene Nische hineinreicht, die das hintere, verbreiterte Endstück des Jochbogens mit dem Stirnbein und dem grossen Keilbeinflügel begrenzt“. Mit dieser „Nische“ kann wohl nur der Anfangstheil des Canalis temporalis gemeint sein, indem auf dessen hintere Ausmündung keine Rücksicht genommen wurde.

Das C. posterius musc. temporalis ist bei *Echidna* bedeutend verschmälert, und dieser Reductionsvorgang nähert *Echidna* den höheren Säugethieren; denn die phylogenetische Entwickelung derselben tendirt zum Verschwinden des Caput posterius m. temporalis wie auch des correlativen Canalis temporalis. Damit soll indessen nicht behauptet werden, dass die Vorfahren der höheren Mammalia einen wohlentwickelten Temporalkanal besessen haben müssen. Wahrscheinlich ist es.

Die Bündel des Caput posterius entspringen von der lateralen Fläche des Schädels, d. h. von der inneren (medialen) Wand des Canalis temporalis und vorzugsweise von dem oberen Theil derselben (Fig. 8 und 30 *ocpt*). Die ziemlich schmale, d. h. nur 2—3 mm breite Ursprungsfläche befindet sich also sicher am Squamosum; ob auch zum Theil an der Ala pterotica mastoidei (VAN BEMMELEN), kann ich nicht sagen, da an den mir vorliegenden *Echidna*-Schädeln die Grenzen des Squamosum nicht deutlich wahrzunehmen waren.

Die hintersten Fasern des C. posterius verlaufen beinahe in horizontaler Ebene und sagittaler Richtung nach vorn (rostralwärts). Auf sie folgen Fasern, die successive eine schräge Richtung nach vorn und abwärts (rostral-ventralwärts) annehmen, um so mehr ventralwärts, je mehr vorn sie ihren Ursprung haben. Vorn geht das C. posterius ohne merkbare Grenze in das C. medium über, an der Stelle, wo letzteres seine Grenzlinie nach oben zu wölben beginnt. Beide Köpfe inseriren gemeinschaftlich an der dorso-medialen Fläche des Pr. coronoides, wobei die Sehnenfasern sich in sagittaler Reihe ordnen (Fig. 35, 36 *icmpt*).

Dass der M. zygomatico-mandibularis mittelst seiner Pars temporalis das C. posterius in der Insertionsgegend berührt, wurde bereits oben (p. 30 [326]) erwähnt.

b) Caput medium.

(Fig. 7 *cmt*; Fig. 8, 30 *ocmt*; Fig. 35, 36 *icmpt.*)

Die Hauptpartie des M. temporalis. Sie stellt die unmittelbare Fortsetzung des Caput posterius dar, bedeckt das eigentliche Planum temporale und füllt zusammen mit dem C. posterius „the posterior part of the orbital foramen“, von FEWKES (l. c. p. 113).

Als obere Grenzlinie der Ursprungsfläche dieses Muskelkopfes (Fig. 8, 30 *ocmt*) fungirt die Linea temporalis (Fig. 30 *lt*) und als untere Grenzlinie die Linea infratemporalis (Fig. 30 *lit*), welche beide schräg nach oben und nach vorn (dorsal-rostralwärts) verlaufen. Demnach sind die längsten Bündel des Caput medium da zu suchen, wo die Linea temporalis ihren höchsten Stand erreicht, d. h. etwa hinter der Ecke des Postfrontale seu Ala orbitalis praesphenoidei, da wo die Facies temporalis alae orbitalis endet. Hier

ist auch der Muskel am dicksten und entspringt mit vorderen, unteren Fasern sogar von der Fascie des M. pterygoideus externus (Fig. 8).

Die vordersten Bündel des Cap. medium beginnen von der rostralen Grenze der Ala orbitalis praesphenoidei, wobei sie die hinterste Spitze der Orbitalplatte des Frontale berühren. In dieser Gegend ist das C. medium mit der doppelt innervirten (vergl. den neurologischen Abschnitt) Pars orbitalis capitis anterioris m. temporalis (Fig. 5, 7 *pocat*) verwachsen, wodurch seine Muskelmasse einen beträchtlichen Zuwachs bekommt. Die Pars orbitalis ist nämlich ein kräftiges Bündel, das von dem oberen Theil des vorragenden Knochendaches des Sulcus nervi ophthalmici, also von der hintersten Spitze der Orbitalplatte des Frontale, und von einer hinter und unter diesem Halbkanale befindlichen, etwa 2 qmm messenden Ursprungsfläche (Fig. 8, 30 *opot*) am Orbitosphenoid entspringt.

Die Ursprungsfläche des Cap. medium + Pars orbitalis cap. anterioris resp. die davon entspringende Muskelmasse umgiebt hufeisenartig den Ursprungstheil des M. pterygoideus externus (Fig. 8). Weiter nach hinten wird sie schmäler. Sie dehnt sich über die Facies temporalis der Ala temporalis sphenoidei aus (Fig. 30 *atsph-ocmt*), an jungen Schädeln auch über den oberen Theil der grossen spheno-temporalen Fontanelle (Fig. 30 *fspht*) und berührt somit gar nicht das Parietale, wie dies bei *Ornithorhynchus* der Fall ist, — ein Verhalten, das gleichfalls auf Rückbildung der ganzen Kauvorrichtung und zunächst des M. temporalis bei *Echidna* zurückzuführen ist.

Ausser den medialen, von der knöchernen Decke des Schädels entspringenden Fasern giebt es auch laterale, die von der Fascia temporalis beginnen. Sie sind nicht wie bei *Ornithorhynchus* längs der ganzen Linea temporalis zu suchen, sondern entstehen in geringer Zahl nur im vorderen Bereiche des Muskels unterhalb der Stelle, wo die Linea temporalis ihren höchsten Stand erreicht (Fig. 5, 7). Sie liegen [Leche-Westling] [1]) den medialen Bündeln dicht an und bilden keine getrennte Schicht, wie es bei den höheren Säugethieren gewöhnlich der Fall ist.

Die Fasern des Cap. medium verlaufen convergirend (Fig. 7) nach einer Sehne, die etwas schräg abwärts und nach hinten (ventral-caudalwärts) gestellt ist, d. h. in der Richtung einer Linie, die von der oft erwähnten hoch gelegenen vorderen Ecke des C. medium zu dem Proc. coronoides gezogen ist. Diese Sehne setzt sich an der dorsalen Fläche des Proc. coronoides an. Die hinteren Fasern gehen dabei etwas schräg nach vorn, die vorderen etwas nach hinten. Die Insertionsfläche ist im sagittalen Durchmesser länger als im transversalen und bildet mit der Insertionsfläche der Pars orbitalis des Cap. anterius, die sich medialwärts ausdehnt, einen rechten Winkel (Fig. 8 u. 35 *ipot* u. *icmpt*). Die beiden Sehnen sind bei älteren Thieren durch ein dünnes Sehnenblatt (Fig. 8) mit einander vereinigt. Bei den Beuteljungen ist dieses Sehnenblatt so dünn und schwach, dass man leicht den Eindruck bekommt, als wären die Sehnen des C. medium und der P. orbitalis des C. anterius von einander getrennt.

Dass von hinten her die Sehnenfasern des C. posterius sich mit denen des C. medium verbinden, wurde bereits (p. 33 [329]) erwähnt, desgleichen auch, dass sich an die gemeinsame Insertion dieser beiden Temporalisköpfe noch die Pars temporalis m. zygomatico-mandibularis anschliesst (p. 30 [326]).

Nach Fewkes 1877 correspondirt die Insertion des M. temporalis mit „that of the most superficial slip of the Myloglossus", d. h. des M. depressor mandibulae anterior. Erstere findet gerade oberhalb letzterer statt.

c) Caput anterius.
(Fig. 5—8, 30, 36.)

Bei *Echidna* hat die, bei *Ornithorhynchus* eingeleitete Differenzirung des C. anterius m. temporalis einen Schritt weiter gemacht, indem dasselbe sich in eine Pars orbitalis und eine P. sphenoidalis gesondert hat. Von diesen beiden hat die letztere sich zu grösserer Selbständigkeit entwickelt (M. temporalis anterior).

1) W. Leche, 1888, p. 686: „Schichtenbildung ist nicht beobachtet."

α) Pars orbitalis. (Fig. 5, 6, *pocat.*)

Die Pars orbitalis des Caput anterius hat den Verband mit dem C. medium nicht aufgegeben und kennzeichnet sich dadurch gegenüber dem sphenoidalen Kopf als der mehr conservative. Sie ist als Adnex dem Caput medium angeschlossen und wurde bereits im Zusammenhange mit diesem behandelt (p. 34 [330]).

β) Pars sphenoidalis (Musc. temporalis anterior). (Fig. 8 *mta*; Fig. 30 *ota*; Fig. 36 *ita.*)
M. pterygoideus internus: Fewkes, Westling, Leche, Toldt.

Anders als die P. orbitalis verhält sich die Pars sphenoidalis. Sie tritt bei *Echidna* in der Form eines selbständigen kräftigen [1]) Muskels auf, der in der Folge unter dem Namen M. temporalis anterior besprochen werden soll.

Fewkes schreibt diesem Muskel eine quadratische Form zu [2]). Ich fand die Gestalt nicht so regelmässig. Am ehesten möchte ich sie mit einer abgestumpften Pyramide vergleichen, welche ihr kleineres, abgestumpftes Ende gegen die Ursprungsfläche wendet. Auch ist diese Fläche nicht in paralleler Ebene zur Insertionsfläche gestellt, was die Unregelmässigkeit der Gestalt des Muskels noch vermehrt. Jene Fläche ist nämlich in eine Ebene verlegt, die schräg von vorn und oben nach hinten, unten und innen (caudal-ventral-medialwärts) geneigt ist; diese befindet sich dagegen in einer transversal von aussen nach innen, aber zugleich etwas abwärts gestellten Ebene. Hierdurch wird eine leichte Drehung der Muskelfasern, in Analogie zu der bei dem M. pterygoideus externus durchgeführten, hervorgerufen.

Der Muskel entspringt beim erwachsenen Exemplare halb sehnig, halb fleischig [nach Fewkes fleischig [3])], beim Beuteljungen fleischig, und zwar, wie Fewkes [4]) angiebt, „vor dem Ursprunge des M. pterygoideus externus“ und, wie Leche-Westling [5]) mittheilen, „vom Schädel zwischen Mm. temporalis und pterygoideus externus“, sowie von dem unteren Theil der Decke des Sulcus nervi ophthalmici oder der Gegend hinter dem Foramen rotundum + spheno-orbitale + opticum [6]), wo die Alae temporales sphenoidei und palatini (Van Bemmelen) mit einander zusammenstossen (Fig. 30 *ota*).

Die Fasern verlaufen etwas divergirend [7]) von oben und vorn nach abwärts und hinten (ventral-caudalwärts) zu der dorso-medialen Fläche des Unterkiefers, wo sie am Angulus mandibulae gegenüber der Insertion des M. masseter Anheftung finden (Fig. 36 *ita*) [8]).

Bei dem Beuteljungen No. 1 breitete sich die Insertionsfläche nach vorn, nicht bis unter den Processus coronoides aus. Sie correspondirte also auch hier mit der Insertionsfläche des M. masseter, welche kleiner als bei dem ausgewachsenen Thiere war. In der Insertionsgegend verlief zwischen M. temporalis anterior und der Hauptmasse des übrigen M. temporalis der N. buccinatorius.

Die Insertionsfläche erstreckt sich also nicht so weit nach vorn und aussen, wie Fewkes angiebt [9]). Da sie aber vor der Insertion des M. pterygoideus externus sich ausbreitet, so folgt daraus, dass die Fasern

1) Auf die kräftige Entwickelung des Muskels macht Toldt (1905, p. 124, 144) besonders aufmerksam und hebt dabei hervor, dass derselbe (sein M. pterygoideus internus) im Gegensatze von allen anderen von ihm untersuchten Säugethieren beträchtlich stärker als der M. masseter sei.

2) Fewkes, 1877, p. 114: „The Pterygoideus internus is of a quadrate form.“

3) Fewkes, 1877, p. 114: „It has both origin and insertion by muscular fibres.“

4) Fewkes, 1877, p. 114 sagt: „It arises in advance of the origin of the Pterygoideus externus, from the walls of the skull.“

5) Leche 1889, p. 691: „M. pterygoideus internus entspringt vom Schädel zwischen Mm. temporalis“ (hier wird die Pars orbitalis temporalis gemeint) „und pter. externus (Westling)“.

6) Den Ursprung „hinter dem Foramen rotundum“ hebt auch Toldt (1905, p. 124) hervor.

7) Toldt (1905, p. 124) giebt parallele Faserbündel an.

8) Toldt (1905, p. 124) führt an, dass der Muskel mit seinen Fasern, „die mediale Fläche des Kieferastes bedeckend, zum unteren Rand desselben zieht, wo sich seine Ansatzlinie nach hinten bis zum Kieferwinkel ausdehnt.“

9) Fewkes, 1877, p. 114: „The insertion of the Pterygoideus internus extending from the angle of the jaw to the point directly under the coronoid process.“

des M. temporalis anterior nicht so schräg verlaufen wie diejenigen dieses Muskels und dass der M. temporalis anterior selbst kürzer als der M. pterygoideus externus sein muss, worauf FEWKES auch aufmerksam macht[1]).

Die Lage des M. temporalis anterior berechtigt zu der Annahme, dass er als Synergist des M. masseter auftritt und zugleich dieselbe Wirkung wie ein M. pterygoideus internus (der höheren Mammalia) ausübt. Daher kommt es auch, dass er von den Autoren mit dem M. pterygoideus internus verwechselt worden ist.

Eine bei gewissen Säugethieren und auch bei dem Menschen angetroffene accessorische Portion des M. pterygoideus internus, die Portio lateralis, täuscht eine gewisse Aehnlichkeit mit dem hier beschriebenen M. temporalis anterior vor und mag wohl dazu beigetragen haben, dass der M. temporalis anterior von *Echidna* bisher von den vergleichenden Anatomen für einen M. pterygoideus internus gehalten worden ist.

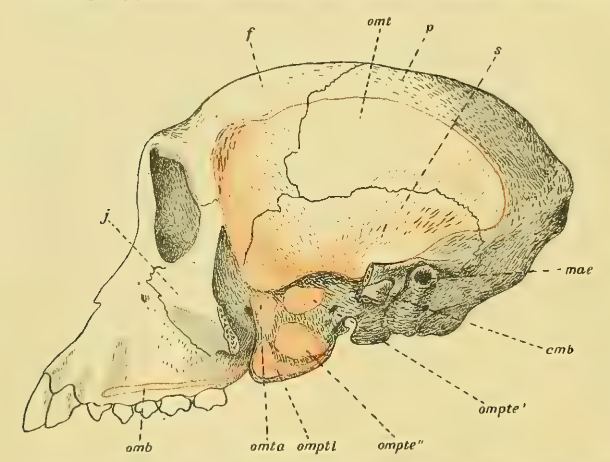


Fig. 5. Schädel von *Inuus erythraeus* WAGN. Vergr. ca. 5 : 4. Die Ursprungsflächen der Mm. pterygoidei internus (*ompti*) und externus (*ompte*), temporalis anterior (*omta*), temporalis (*omt*) und buccinator (*omb*) sind durch rothe Umrandung markirt. *cmb* Caput mandibulae, *f* Frontale, *j* Jugale, *mac* Meatus auditorius externus, *omb* Origo musc. buccinatorii, *ompte'* O. musc. pterygoidei externi capitis minoris, *ompte"* O. musc. pterygoidei externi capitis majoris, *ompti* O. musc. pterygoidei interni, *omt* O. musc. temporalis, *omta* O. musc. temporalis anterioris.

Ich habe jedoch Thiere getroffen, bei denen beide Muskelgebilde gleichzeitig vorkommen, so z. B. *Inuus erythraeus* (Textfig. 5), *Felis lynx* (Textfig. 6, 7 und 8) und *Tamandua* (Embryo, Taf. LVII + LVIII, Fig. 45).

Es zeigte sich bei diesen Thieren, dass die Portio lateralis des M. pterygoideus internus vor (rostral) und zugleich ventral von dem Foramen rotundum, Foramen opticum und der Fissura orbitalis entsprang, medial von den Nn. lingualis und alveolaris inferior sich ausdehnte und von ventral wurzelnden Zweigen des N. trigeminus III. innervirt wurde. Der M. temporalis anterior dagegen begann wie der oben beschriebene, gleichnamige Muskel von *Echidna* und war wie derselbe gelagert und innervirt. Bei *Felis lynx* konnte ähnlich wie bei *Echidna* eine P. orbitalis m. temporalis (Textfig. 6 *pot*) unterschieden werden, welche mit der übrigen Hauptmasse des M. temporalis im Ursprungsbereiche zusammenhängt, aber separat innervirt wird. Auch einen selbständigen M. temporalis anterior wies dieser Felide auf; derselbe ist klein, aber doch grösser als der M. pterygoideus externus. Die P. lateralis m. pterygoidei externi ist hier stark entwickelt.

HENLE (Handbuch der Muskellehre des Menschen, 1858, p. 162) fand zuweilen beim Menschen am Tuberculum spinosum entspringende Fasern des M. temporalis zu einer besonderen Zacke entwickelt, die sich an der inneren Fläche des Proc. coronoides befestigte. Eine so tief (ventral) vom Schädel beginnende Temporaliszacke ist, falls sie ganz selbständig auftritt, vermuthlich als rudimentärer M. temporalis anterior aufzufassen; falls sie dagegen in ihrem Ursprungstheile mit dem M. temporalis zusammenhängt, ist sie wohl als Pars sphenoidalis m. temporalis, also wenigstens als ein Derivat eines Caput anterius m. temporalis zu beurtheilen.

Bei *Echidna* scheint übrigens die Lage und Insertion des Muskels mehr mit derjenigen des M. pterygoideus internus übereinzustimmen als bei *Ornithorhynchus*, der auch entweder keinen oder einen ungemein unbedeutenden Angulus mandibulae besitzt. Doch darf der Muskel bei *Echidna* ebensowenig wie

1) FEWKES, 1877, p. 114: The Pterygoideus internus is shorter than the Pterygoideus externus".

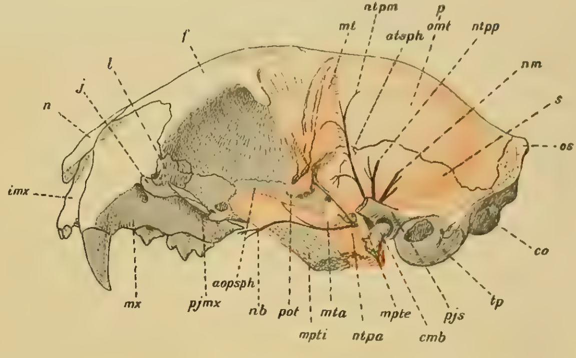


Fig. 6. Lateralansicht des Schädels von *Felis lynx.* Verkl. $^2/_3$. Die Ursprungstheile der Mm. pterygoideus internus (*mpti*) und temporalis anterior (*mta*) sind erhalten; der des M. temporalis (*mt*) ebenso zum vorderen Theil. Der kleine M. pterygoideus externus (*mpte*) ist in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar. Die Nerven der Kaumuskeln sind auch angegeben. *aopsph* Ala orbitalis praesphenoidei, *atsph* Ala temporalis sphenoidei, *cmb* Caput mandibulae, *co* Condylus occipitalis, *f* Frontale, *imx* Intermaxillare, *j* Jugale, *l* Lacrymale, *mpte* Musculus pterygoideus externus, *mpti* M. pterygoideus internus, *mt* M. temporalis, *mta* M. temporalis anterior, *mx* Maxilla, *n* Nasale, *nb* Nervus buccinatorius, *nm* N. massetericus, *ntpa* N. temporalis profundus anterior, *ntpm* N. temporalis profundus medius, *ntpp* N. temporalis profundus posterior, *omt* Origo musc. temporalis, *os* Occipitale superius, *p* Parietale, *pjmx* Processus jugalis maxillae, *pjs* Pr. jugalis squamosi, *pot* Pars orbitalis musc. temporalis, *s* Squamosum, *tp* Tympanicum.

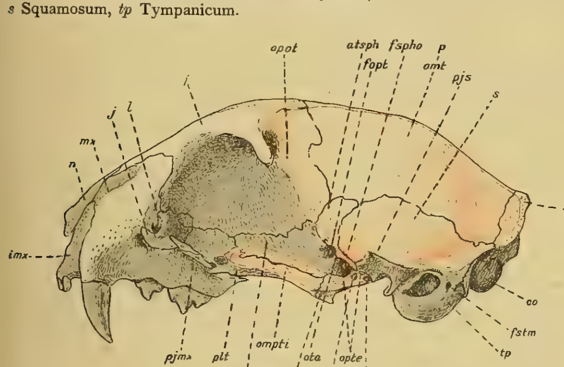
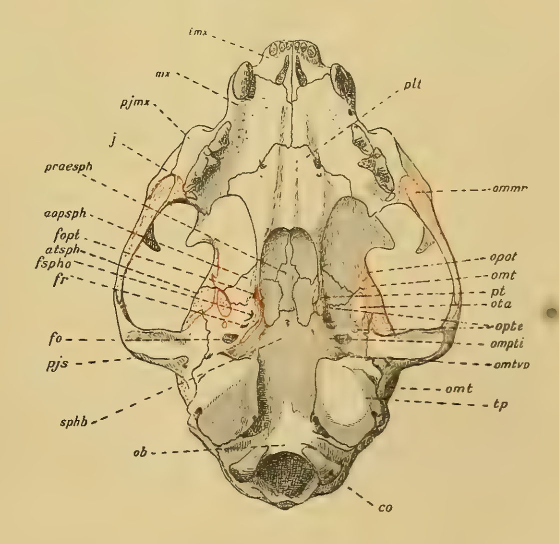


Fig. 7. Lateralansicht des Schädels von *Felis lynx.* Verkl. ca. $^2/_3$. Die Ursprungsflächen der Mm. temporalis (*omt*), temporalis anterior (*ota*), pterygoideus externus (*opte*) und internus (*ompti*) sind zu sehen. Der Jochbogen ist bis auf kleine Reste entfernt. *aosph* Ala orbitalis praesphenoidei, *atsph* A. temporalis sphenoidei, *co* Condylus occipitalis, *f* Frontale, *fo* Foramen ovale, *fopt* F. opticum, *fr* F. rotundum, *fspho* F. spheno-orbitale, *fstm* F. stylomastoideum, *imx* Intermaxillare, *j* Jugale, *l* Lacrymale, *mx* Maxillare, *n* Nasale, *ompti* Origo musc. pterygoidei interni, *omt* O. musc. temporalis, *opot* O. partis orbitalis musc. temporalis, *opte* O. musc. pterygoidei externi, *os* Occipitale superius, *ota* Origo musc. temporalis anterioris, *p* Parietale, *pjmx* Processus jugalis maxillae, *pjs* Proc. jugalis squamosi, *plt* Palatinum, *ppt* Proc. pterygoideus, *s* Squamosum, *tp* Tympanicum.

Fig. 8. Ventralansicht des Schädels von *Felis lynx* mit den Ursprungsflächen der Mm. masseter (*ommr*), temporalis (*omt* und *opot*), temporalis anterior (*ota*), tensor veli palatini (*omtvp*), pterygoideus externus (*opte*) und pterygoideus internus (*ompti*). Verkl. $^2/_3$. *aopsph* Ala orbitalis praesphenoidei, *atsph* A. temporalis sphenoidei, *co* Condylus occipitalis, *fo* Foramen ovale, *fopt* F. opticum, *fr* F. rotundum, *fspho* F. spheno-orbitale, *imx* Intermaxillare, *j* Jugale, *mx* Maxilla, *ob* Occipitale basilare, *ommr* Origo musc. masseteris, *ompti* O. musc. pterygoidei interni, *omt* O. musc. temporalis, *omtvp* O. musc. tensoris veli palatini, *opot* O. partis orbitalis musc. temporalis, *opte* O. musc. pterygoidei externi, *ota* O. musc. temporalis anterioris, *pjmx* Processus jugalis maxillae, *pjs* Pr. jugalis squamosi, *plt* Palatinum, *praesph* Praesphenoidale, *pt* Pterygoideum, *sphb* Sphenoidale basilare, *tp* Tympanicum (Bulla tympanica).



bei *Ornithorhynchus* mit dem M. pterygoideus internus homologisirt werden. Man kann nämlich, wie aus der Fig. 8 hervorgeht, an der ventralen resp. lateralen Seite des Muskels nicht die grossen Stämme des Ramus tertius trigemini, d. h. die Nn. lingualis und alveolaris inferior finden. Sie verlaufen vielmehr dorsal resp. medial von dem Muskel, der zudem von einem Zweige (N. temporalis profundus anterior) des Ram. dorsalis innervirt wird, anstatt von einem Zweige des R. ventralis, wie dies bei dem echten M. pterygoideus internus der Fall ist. Ausserdem entspringt der Muskel dorsal und caudal von den Foramina rotundum, spheno-orbitale und opticum, anstatt ventral und rostral von diesen Löchern. Er ist demzufolge als ein wahres Glied der Temporalis-Gruppe aufzufassen.

Wegen des fundamentalen Unterschiedes, welcher zwischen dem M. temporalis anterior und dem M. pterygoideus internus waltet, zeigen diese Muskeln auch keine grosse Neigung, mit einander zu verschmelzen. Entgegengesetzte Literaturangaben von Verwachsungen beider sind deshalb mit Misstrauen aufzunehmen und bedürfen jedenfalls einer Controle. Wenn z. B. ALLEN[1]) von einer Verbindung tief entspringender Temporalisfasern mit dem Pterygoideus internus bei *Macacus nemestrinus* Mittheilung macht, so liegen hier in Wirklichkeit wohl nur nicht gesonderte Bündel der Partes orbitalis und sphenoidalis musc. temporalis vor.

2. Musculus detrahens mandibulae.

(Fig. 5—8, 14, 15 *mdm.*)

M. digastricus: FEWKES, WESTLING, CHAINE, TOLDT.
M. depressor maxillae inferioris: LECHE.

Zwischen Schädel und Unterkiefer erstreckt sich ein fest gebauter, dicker und ziemlich starker keilförmiger Muskel (Fig. 7 u. 14), der mit seinen hintersten Bündeln, wie es scheint, rein fleischig von der etwas vorgewölbten Sutura mastoideo-squamosa entspringt (Fig. 8 *omdm*), aber in der That in seinem Inneren eine kräftige Sehne birgt. Seine meisten Bündel beginnen von der ventralen Fläche des Squamosum. Die Insertion findet an dem hinteren Rande des Processus condyloideus vom Collum bis zum Angulus mandibulae[2]) und, wie FEWKES angiebt[3]), an der Spitze des Angulus hinter der Insertion des M. masseter statt.

Wegen seiner Lage zeigt dieser Muskel viel Aehnlichkeit mit einem M. depressor mandibulae posterior und ist auch deshalb von den Autoren bis jetzt unter den Namen M. digastricus resp. M. depressor maxillae inferioris beschrieben worden.

Doch spricht schon FEWKES 1877, p. 115, obwohl er die Innervation des Muskels nicht kannte, seine Bedenken hinsichtlich der Natur des Muskels in folgenden Worten aus: „There is considerable doubt, whether this muscle can be the homologue of the Digastricus.“

WESTLING (1889) verdanken wir die Entdeckung der Innervation, und dieser interessante Befund schliesst jede Homologisirung des Muskels mit dem hinteren Bauche des M. digastricus s. depressor mandibulae aus. Dies hat WESTLING auch erkannt und in folgenden Worten (l. c. p. 9) ausgesprochen: „Bemerkenswerth ist die Innervation des Digastricus, welcher sich somit nicht ohne weiteres mit dem hinteren Bauche dieses Muskels beim Menschen homologisiren lässt, da dieser Bauch vom N. facialis innervirt wird.“ In ähnlichem Sinne äussert sich LECHE (BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Mammalia, VI, 5, p. 695), indem er sagt: „Die Innervation des einbäuchigen M. depressor maxillae

1) ALLEN, 1880, p. 388: „The deep fibres (des Temporalis) are further seen to be imperfectly differentiated from the internal pterygoid muscle.“

2) „L'apophyse coronoïde“ (CHAINE, 1900, p. 34) wird wohl eine Umschreibung für den Processus coronarius internus (BRÜHL) resp. Angulus mandibulae (BRÜHL) sein. BRÜHL (1891, Text zu Taf. XIV, Fig. 3) schlägt nämlich den einen oder den anderen Namen vor, ohne irgendwelche Gründe für diese Benennungen anzuführen.

3) FEWKES (l. c. p. 114): „On the posterior aspect of the ridge, upon which the Masseter finds its insertion.“

inferioris ist bei *Echidna* annoch völlig unerklärbar"; und noch weiterhin: „Auch ist es, meiner Meinung nach, keineswegs ausgeschlossen, dass sich unter den gemeinsamen Namen eines Depressor oder Digastricus innerhalb der Wirbelthierreihe auch nicht homologe Gebilde verbergen." M. FÜRBRINGER (1904, p. 598) hebt hervor, dass der Muskel, den er nicht benennt, ähnlichen Verlauf und ähnliche Function wie der Musc. depressor mandibulae der Non-Mammalia darbiete, aber wegen der gänzlich abweichenden Innervation durch den Nerv. trigeminus sich ihm nicht homolog verhalte; eher sei er zu dem vorderen Bauch des M. digastricus mandibulae in Vergleich zu bringen. Er bilde eine die Homologisirung des hinteren Endes des mammalen Unterkiefers mit dem Articulare verbietende Instanz.

TOLDT (1905, p. 123, 151) dagegen thut der Innervation gar keine Erwähnung, spricht nur von einem „einbäuchigen M. digastricus" und fügt hinzu, dass *Echidna* den Mangel einer Sehneneinschreibung mit dem Orang theile.

Diese Gedankengänge von WESTLING, LECHE und FÜRBRINGER möchte ich noch schärfer präcisiren. Ohne Zweifel ist unser Muskel ein Gebilde, das mit keinem der bei den nicht-monotremen Säugethieren vorkommenden Bäuche des M. digastricus s. depressor mandibulae, weder dem vorderen noch dem hinteren, homologisirt werden kann, und deswegen wählte ich für *Ornithorhynchus* wie für *Echidna* die neue Bezeichnung M. detrahens mandibulae, um jede Verwechselung zu vermeiden (vergl. auch oben bei *Ornithorhynchus*, p. 18 [314], Anm. 1)[1]).

Der Muskel ist an der ventralen Seite des Schädels am besten sichtbar (Fig. 15), weshalb er allgemein als ventraler Muskel angesehen worden ist. Dieser Umstand hat aber neue Unklarheit in die Auffassung seiner wahren Natur gebracht, und daher kommt wohl auch die Abneigung der Autoren, den Schritt zu machen, welcher jede Gemeinsamkeit zwischen dem hier vorliegenden dorsalen Muskel und dem ventralen Depressor mandibulae posterior, sowie den irreführenden gemeinsamen Namen beseitigt. Die Einreihung des M. detrahens mandibulae unter die ventralen Muskeln ergiebt sich schon deswegen als ein Irrthum, weil der Muskel von einem Zweige des Ramus dorsalis nervi mandibularis versorgt wird.

Ausserdem bietet nicht nur die Lage des Muskels selbst, sondern auch die Lage seiner Nachbartheile Ausgangspunkte für die Beurtheilung der wahren Stellung des Muskels.

Es darf nämlich nicht übersehen werden, dass mehrere Theile des Schädels, die bei den höheren Säugethieren eine dorso-laterale Lage haben, bei den Monotremen in die medio-ventrale Ebene übergeführt sind. Darauf hat namentlich WESTLING mit Rücksicht auf den Unterkiefer die Aufmerksamkeit gelenkt (vergl. auch den osteologischen Abschnitt vorliegender Abhandlung).

Es ist jedoch nicht nur der Unterkiefer, der eine derartige Veränderung der Lage erlitten hat. Auch der ganze Gehörapparat z. B. hat einen analogen Drehungsprocess durchgemacht. So entspricht z. B. der laterale Paukenhöhlenrand von *Echidna* dem dorsalen Rande derselben Kapselwand bei den nicht-monotremen Säugethieren. Wenn daher der M. detrahens mandibulae mit der Mehrzahl seiner Bündel von der ventralen Fläche des Squamosum, lateral von der Gehörkapsel entspringt, so bedeutet dies, auf das Verhalten der höheren Mammalia zurückgeführt und damit verglichen, dass er dorsal von dem Gehörapparat seine hintere Anheftung hat. Wenn ferner bei dem Beuteljungen von *Echidna* der MECKEL'sche Knorpel medialwärts von

1) Bei der grossen Aehnlichkeit des Musc. detrahens mandibulae der Monotremen nach Lage, Ursprung und Insertion mit dem M. digastricus s. depressor mandibulae (hinterer Bauch des M. digastricus) der höheren Mammalia lag der Gedanke nahe, ob eventuell eine intrakraniale Anastomose zwischen Nervus facialis und Nervus trigeminus dem letzteren Nerven Facialis-Elemente zuführte, die dann in der Gestalt des Nerv. detrahens mandibulae als scheinbare Trigeminus-Theile den Musc. detrahens mandibulae innervirten. Die genaue Untersuchung der Wurzeln des N. trigeminus und N. facialis zeigte indessen, dass eine solche Anastomose mit Ueberführung von motorischen Facialis-Fasern in das Trigeminus-Gebiet weder bei *Ornithorhynchus* noch bei *Echidna* besteht, dass vielmehr bei beiden Monotremen der N. detrahens mandibulae ein echter, genuiner Trigeminus-Ast ist (s. auch den neurologischen Abschnitt).

der Mandibula gestellt ist und der Muskel ihm gegenüber sich lateral befindet (Fig. 15), so bedeutet dies, ebenfalls bei entsprechender Vergleichung mit den höheren Säugern und Aufhebung der Drehung des Unterkiefers, dass der Muskel dorsalwärts von dem Knorpel seine Lage hat. Wenn weiterhin der Nervus musc. detrahentis mandibulae zwischen der Mandibula und dem Knorpel lateralwärts von dem letzteren verläuft und sich in die mediale Seite seines Muskels einsenkt, so geht er in der That an dem dorsalen Rande des Meckel'schen Knorpels vorbei und dringt thatsächlich am ventralen Rande in seinen, ihm sonach dorsal gegenüberliegenden Muskel hinein. Und wenn der äussere Gehörgang sich medio-ventral um den M. detrahens mandibulae beugt, so entsteht er factisch ventral von dem Muskel und läuft lateralwärts an ihm vorbei. Endlich zieht der N. auriculo-temporalis medial- resp. ventralwärts von dem fraglichen Muskel, und seine Zweige, die Rr. auricularis und temporalis, gehen — wie bei *Ornithorhynchus* (cf. Fig. 9) — quer über seine ventrale resp. laterale Fläche hinweg.

Es unterliegt somit meiner Meinung nach keinem Zweifel, dass der M. detrahens mandibulae zu den dorsalen Kaumuskeln gehört und keinem Bauche des M. digastricus mandibulae der höheren Mammalia homolog ist.

In Folge dessen können seine Homologa, mögen dies nun discrete Muskelindividuen oder nur Muskeltheile sein, nur unter dorsal entspringenden, von dorsalen Trigeminuszweigen innervirten Muskelbildungen gesucht werden.

Unter den lebendig gebärenden höheren Säugethieren wird man voraussichtlich vergebens nach einem solchen Muskel forschen.

Zwar führt Kohlbrugge *Hystrix* als ein Thier an, das, abweichend von der allgemein gültigen Facialis-Innervation, einen vom Trigeminus versorgten einbäuchigen M. digastricus besitze[1]).

Obgleich also vom Trigeminus innervirt[2]), so ist doch der sogenannte einbäuchige Digastricus von *Hystrix* nicht definitiv als ein wahres Homologon des M. detrahens mandibulae von *Echidna* dargethan, bis nicht gezeigt wird, dass die ihn innervirenden Trigeminuszweige von dem Ramus dorsalis abgegeben werden. Kohlbrugge theilt aber betreffs der Innervation des Muskels von *Hystrix* noch weiter (l. c. p. 259) mit: „Ein Zweig des N. mylohyoideus tritt in das vordere Drittel des M. digastricus ein." Damit hat der Autor selbst in der That bewiesen, dass der sogenannte einbäuchige Digastricus von *Hystrix* kein Detrahens mandibulae ist, denn der N. mylo-hoideus ist ja kein Zweig des R. dorsalis, sondern geht von dem R. ventralis ab. Der Muskel von *Hystrix* ist somit ein Digastricus, entweder allein dessen vorderer Bauch (falls er ausschliesslich vom N. mylo-hyoideus n. trigemini versorgt wird) oder ein Verschmelzungsproduct von vorderem und hinterem Bauche (falls neben dem Trigeminus auch der Facialis sich an seiner Innervation betheiligen sollte).

Ich habe leider nicht Gelegenheit gehabt, *Hystrix* zu untersuchen, wage aber trotzdem die zuletzt erwähnte Vermuthung zu äussern, theils weil Kohlbrugge selbst von einer (allerdings unvollständigen Inscriptio in dem Bauche des Muskels spricht[3]), theils weil ich bei einigen Insectivoren eigenthümliche Anordnungen der Bäuche des M. depressor mandibulae nebst Innervationsverhältnissen gefunden habe, welche an die Organisationszustände erinnern, welche Kohlbrugge von *Hystrix* geschildert hat.

Die Anordnung bei diesen war folgende. Ein von dem N. mylohyoideus nervi trigemini innervirter M. digastricus s. depressor mandibulae anterior lateralis verbindet sich durch hintere Bündel mit der Sehne des vom N. facialis versorgten M. digastricus s. depressor mandibulae posterior und kann sich sogar bei gewissen Formen längs der Zwischensehne caudalwärts bis auf den hinteren Bauch des Depressor mandibulae verschieben und mit ihm verwachsen. Der zusammengesetzte Muskel

1) Cf. Kohlbrugge, 1898, p. 255: „Eine Ausnahme macht nur *Hystrix*" und p. 259: „Bei diesem Thiere (*Hystrix*) zeigt der Muskel (der einfache Digastricus) Innervationsverhältnisse, wie ähnliche bisher bei *Echidna* durch Westling beobachtet wurden. Denn obgleich ein Ast des N. facialis an dem Digastricus entlang zieht, erhält er doch von diesem keine Zweige, sondern vom N. trigeminus (ich constatirte dies an beiden Seiten)."

2) Hierbei ist noch zu controliren, ob die Versorgung desselben ausschliesslich durch den N. trigeminus stattfindet, oder ob eventuell Theile von ihm auch durch Zweige des N. facialis innervirt werden.

3) Cf. Kohlbrugge, 1898, p. 259: „Bei einem zweiten Exemplar zeigte der Muskel in der Mitte eine Zwischensehne, welche jedoch nur die äusseren Fleischfasern trennte, nicht die inneren."

bekommt damit zum Theil das äussere Aussehen eines einfachen, einbäuchigen. Bei *Scalops* z. B. entsteht die Trigeminusabtheilung von dem unteren Drittel des hinteren Bauches; bei *Talpa* nimmt die Ursprungsfläche der Trigeminusabtheilung schon beinahe die Hälfte des hinteren Bauches ein (Textfig. 9 u. 10). Bei *Crossopus* (Taf. LVII + LVIII, Fig. 49) hat es den Anschein, als ob der M. depressor mandibulae anterior (lateralis)

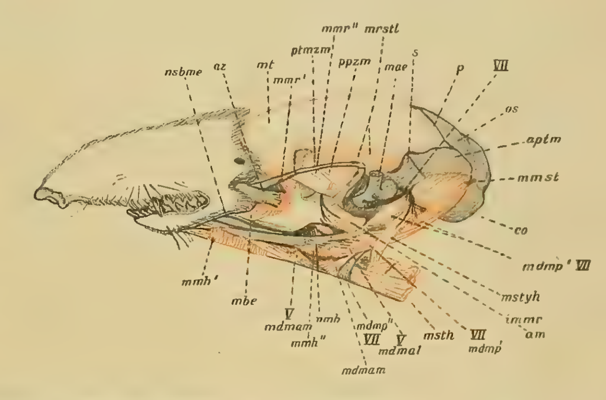


Fig. 9. Lateralansicht der Kiefermuskeln von *Talpa europaea*. Vergr. 2 : 1. Die Inscriptiones tendineae innerhalb der Digastricusgruppe sind scharf markirt. Diese Muskelgruppe ist in unverletzter Gestalt zu sehen. So sieht man z. B. beiderseits des M. stylo-hyoideus (*mstyh*) die beiden Köpfe oder Abschnitte des M. depressor mandibulae posterior (*mdmp*), den vorderen, primitiv von dem Stylohyale und der Inscriptiobildung entspringenden styloidalen Abschnitt und den hinteren, secundär vom Schädel entspringenden depressorartigen Abschnitt, welche beide den M. mastoideo-styloideus (*mmst*) umfassen. *am* Angulus mandibulae, *aptm* Ala pterotica mastoidea, *az* Arcus zygomaticus, *co* Condylus occipitalis, *immr* Insertio musc. masseteris, *mae* Meatus auditorius externus, *mbe* Musculus buccinator externus, *mdmal* M. depressor mandibulae anterior lateralis, *mdmam* M. depressor mandibulae anterior medialis, *mdmp'* M. depressor mandibulae posterior, *mmh'* M. mylo-hyoideus (äussere Schicht), *mmh''* M. mylo-hyoideus (innere Schicht), *mmr'* M. masseter (oberflächliche Schicht), *mmr''* M. masseter (tiefere Schicht), *mmst* M. mastoideo-styloideus, *mrstl* MM. rostrales + labiales, *msth* M. sternohyoideus, *mstyh* M. stylohyoideus, *mt* M. temporalis, *nmh* Nervus mylohyoideus, *nsbme* N. submentalis, *os* Occipitale superius, *p* Parietale, *ppzm* Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis, *ptmzm* Pars temporalis musc. zygomatico-mandibularis, *s* Squamosum, *V* N. trigeminus, *VII* N. facialis.

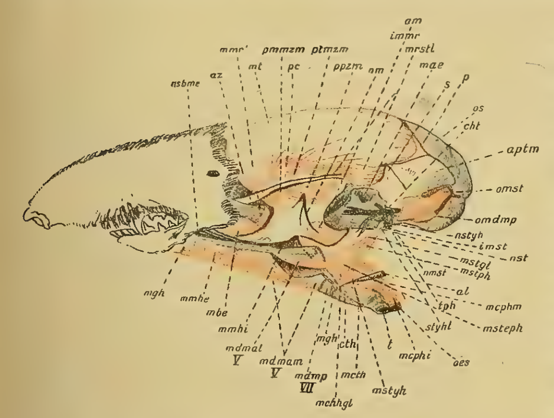


Fig. 10. Lateralansicht der Kiefermuskeln von *Talpa europaea*. Vergr. 2 : 1. Der vom N. facialis innervirte Theil der Digastricus- (s. Depressor-) Gruppe ist beinahe total entfernt. Die Anheftungsstelle der Inscriptiobildung zwischen den MM. mastoideo-styloideus, stylo-hyoideus und depressor mandibulae posterior ist am Stylohyale (*styhl*) roth umrandet (*imst*). Die Ursprungsflächen des M. mastoideo-styloideus (*omst*) und des caudalen Bündels des M. depressor mandibulae posterior (*omdmp*) sind auch in gleicher Weise angedeutet. *am* Angulus mandibulae, *az* Arcus zygomaticus, *al* Arteria lingualis, *aptm* Ala pterotica mastoidei, *cht* Chorda tympani, *cth* Cartilago thyreoidea, *immr* Insertio musc. masseteris, *imst* I. musc. mastoideo-styloidei, *mae* Meatus auditorius externus, *mbe* Musculus buccinator externus, *mchhgl* M. chondro-hyoglossus, *mcphi* M. constrictor pharyngis inferior, *mcphm* M. constrictor pharyngis medius, *mcth* M. crico-thyreoideus, *mdmal* M. depressor mandibulae anterior lateralis, *mdmam* M. depressor mandibulae anterior medialis, *mdmp''* Sehne des M. depressor mandibulae posterior, *mgh* M. genio-hyoideus, *mmhe* M. mylohyoideus (oberflächliche Schicht, dem M. transversus homolog), *mmhi* M. mylohyoideus (tiefere Schicht), *mmr* M. masseter, *mrstl* MM. rostrales et labiales, *msteph* M. stylo-epihyalis, *mstgl* M. styloglossus, *mstph* M. stylo-pharyngeus, *mstyh* M. stylohyoideus, *mt* M. temporalis, *nm* Nervus massetericus, *nmst* N. mastoideo-styloideus, *nsbme* N. submentalis, *nst* N. styloideus, *nstyh* N. stylo-hyoideus, *oes* Oesophagus, *omdmp* Origo musc. depressoris mandibulae posterioris, *omst* O. musc. mastoideo-styloidei, *os* Occipitale superius, *p* Parietale, *pc* Processus coronoides, *pmmzm* Pars masseterica musc. zygomatico-mandibularis, *ppzm* Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis, *ptmzm* Pars temporalis musc. zygomatico-mandibularis, *s* Squamosum, *styhl* Stylohyale, *t* Trachea, *tph* Tympanohyale, *V* N. trigeminus, *VII* N. facialis.

sich ebenso hoch wie ein M. depressor mandibulae posterior anhefte, indem er bis an die, bei den genannten Insectivoren gewöhnliche, Vereinigung mit einem M. mastoideo-styloideus zu reichen scheint. Die genauere Untersuchung zeigt indessen, dass der M. depressor mandibulae anterior von *Crossopus* sich, wie gewöhnlich, mit einem M. depressor mandibulae posterior vereint, dieser aber seinen primitiven Ursprung vom Stylohyale aufgegeben, sich secundär über den M. mastoideo-styloideus hinweg über den Schädel ausgedehnt

und somit die Ursprungsart des M. mastoideo-styloideus übernommen hat (Taf. LVII + LVIII, Fig. 50, vergl. mit der Textfig. 10 von *Talpa*). Da er ausserdem auch die Form dieses Muskels angenommen hat, so kann er leicht mit ihm verwechselt werden. In der That deckt der M. depressor mandibulae posterior bei *Crossopus* den echten M. mastoideo-styloideus, der schwach ist, — ein Verhalten, welches bei gewissen Raubthieren wiedergefunden wird (z. B. bei *Felis lynx*).

Die Verhältnisse bei *Crossopus* scheinen am meisten an diejenigen bei *Hystrix* zu erinnern, d. h. nur insofern, als der M. digastricus bei diesen beiden Thieren einen einbäuchigen Muskel, „M. monogastricus", vortäuscht. Dies geschieht bei *Crossopus* in der Weise, dass die beiden eben beschriebenen, zum Theil parallel gestellten, aber heterogenen Componenten des Muskels, inclusive ihre parallel laufenden, aber in entgegengesetzten Richtungen hinziehenden, heterogenen Nerven nur zu einem scheinbar einheitlichen Muskelapparate, einem M. depressor mandibulae posterior duplex, verschmelzen, der jedoch durch seine doppelte Innervation seine wahre heterogene Bauart deutlich zu erkennen giebt. Inscriptiones tendineae sind vorhanden. Sie sind aber wegen ihrer schwachen Ausbildung nicht ganz leicht zu finden. Da nun aber solche, nach Kohlbrugge, an dem Digastricus mandibulae von *Hystrix* leicht zu sehen sind, so dürfte meines Erachtens wohl auch bei *Hystrix* eine derartige Anordnung der Elemente des Digastricus wie bei *Crossopus* oder irgend eine andere irreführende Combination der betreffenden Theile existiren.

Am wahrscheinlichsten kommt bei *Hystrix* vielleicht eine dem Digastricus bei *Lepus* und *Sus* ähnliche Bildungsform vor. Nach Schumacher (1904) und Toldt (1905, p. 152—153) soll bei diesen Gattungen der Digastricus posterior bis auf einen kleinen Sehnenrest verschwunden sein und der vordere Bauch den Platz des hinteren übernommen haben.

Dass es sich dagegen hinsichtlich der von Toldt (p. 151) hervorgehobenen Uebereinstimmung im Bau des M. detrahens mandibulae von *Echidna* und des M. digastricus mandibulae des Orang nur um eine oberflächliche Aehnlichkeit durchaus heterogener Gebilde handelt, bedarf nach dem Vorausgehenden keiner weiteren Ausführung.

Die Existenz des M. detrahens mandibulae der Monotremen dürfte auch in Hinsicht auf die Frage des mammalen Unterkiefers gegenüber demjenigen der Nicht-Säugethiere in dem von Fürbringer 1904 ausgesprochenen Sinne (s. oben p. 39 [335]) von Bedeutung sein[1]). Bei den Non-Mammalia ist der Unterkiefer vorn von Trigeminus-Musculatur, hinten von Facialis-Musculatur (M. depressor mandibulae) begrenzt; bei den Monotremen liegt er ganz im Gebiete der Trigeminus-Muskeln, indem nicht nur die vorderen Kaumuskeln, sondern auch der hintere Herabzieher, der M. detrahens mandibulae, von diesem Nerven versorgt werden.

---

1) Zufügung während des Druckes (M. Fürbringer): Auf die hohe Bedeutung des vorliegenden Muskels in diesem Sinne ist kürzlich E. Gaupp in seinem am 9. August 1905 in dem Vereinigten internationalen Anatomencongress in Genf gehaltenen Vortrage: „Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe" eingegangen. Er verwerthet den Muskel als positive Instanz für die Nicht-Homologie des mammalen Unterkiefers gegenüber dem der anderen Wirbelthiere. Der gedruckte Bericht über die Genfer Verhandlungen ist noch nicht erschienen; wir sind aber durch die Güte des Herrn Autors in den Stand gesetzt, aus dem uns freundlichst mitgeteilten Correcturbogen den folgenden bezüglichen Passus des Gaupp'schen Vortrages mitzutheilen:

„Und in gleichem Sinne möchte ich einen Befund aus der vergleichenden Myologie verwerthen. Bei *Echidna* ist schon seit einiger Zeit ein Muskel bekannt, der durchaus hinter dem Kiefergelenk gelagert ist, vom Petrosum entspringt, nach vorn verläuft und am hinteren Umfang des kurzen aufsteigenden Unterkieferfortsatzes ansetzt, sich somit sehr ähnlich einem Musc. depressor mandibulae niederer Vertebraten verhält, aber vom 3. Ast des Trigeminus versorgt wird[2]). Auch hierfür ist mir bisher ein Parallelfall bei Amphibien oder Reptilien weder aus eigenen Untersuchungen noch aus der Literatur bekannt; soweit wir bisher unterrichtet sind, liegen hier die in das Gebiet des Trigeminus fallenden und von den Seitenwänden zum Kiefer absteigenden Kiefermuskeln alle vor dem Kiefergelenk. Auch diese Thatsache schafft für den, der an der Homologie der Kiefergelenkbildungen festhält, eine beträchtliche, schwer aus dem Wege zu räumende Schwierigkeit, steht dagegen in vollem Einklang mit der Vorstellung, dass das Kiefergelenk der Säuger eine vor dem alten Gelenk gelegene Neubildung ist. Die neue Anlagerung des Unterkiefers muss sich zwischen den Trigeminus-Kiefermuskeln gebildet haben, so dass einer von diesen hinter das neue Gelenk zu liegen kam."

Die dazu gehörende Anmerkung 2 lautet: „Die Thatsache ist wohl zuerst festgestellt durch Ch. Westling (1889). Neuerdings wird sie erwähnt von Fürbringer (Zur Frage der Abstammung der Säugethiere. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. Haeckel, 1904), der zugleich auch Schulman als Gewährsmann citirt. Letzterer, dessen Untersuchungen noch nicht erschienen sind, hat (laut gütiger brieflicher Mittheilung des Herrn Prof. Fürbringer) den Muskel als M. detrahens mandibulae bezeichnet, und ich übernehme gern diese zweckmässige Benennung. Ich meinerseits wurde bei der Untersuchung der Semon'schen *Echidna*-Serien selbständig auf den Muskel und seine Innervation aufmerksam und kann so die früheren Angaben durchaus bestätigen."

Gaupp's Auffassung begegnet sich somit derjenigen von Fürbringer (1904), und beide erhalten durch den hier gegebenen Nachweis der Innervation des Musc. detrahens mandibulae durch einen dorsalen Trigeminuszweig erhöhte Bedeutung.

Dies ist nicht zu unterschätzen. Doch bedarf es hierzu noch ausgedehnterer Untersuchungen bei den non-mammalen Wirbelthieren, insbesondere bei denjenigen, welche auf Grund anderer Merkmale an gewisse, wenngleich sehr entfernte Relationen zu den Säugethieren denken lassen (Stegocephalier, Gymnophionen, Chelonier, Rhynchocephalier und Lacertilier). In dieser Absicht habe ich der unterhalb des Processus parietalis sich befindenden dorsalen Kaumusculatur der Amphibien und Reptilien meine Aufmerksamkeit zugewendet. Diese Untersuchungen befinden sich noch im Beginne. Zunächst habe ich einen *Varanus griseus* untersucht; hier jedoch existirt kein discreter Muskel, der als vor dem Ende des Reptilien-Unterkiefers befindliches Homologon des M. detrahens mandibulae der Monotremen anzusprechen wäre.

Selbstverständlich hat hier die Untersuchung noch ein grosses durchzuforschendes Feld vor sich.

Bei dem jetzigen — unvollkommenen — Stande unserer Kenntnisse ist aber der M. detrahens mandibulae als selbständiges Gebilde nur innerhalb der Monotremata s. Promammalia bekannt. Und gewisse Zeichen weisen auch darauf hin, dass er innerhalb der Abtheilung der Monotremen sich schon in Rückbildung befindet. Bei *Echidna* ist er viel kleiner als bei *Ornithorhynchus*, und an dem correlativen Processus mastoides hat der reductive Vorgang bei *Echidna* noch deutlichere Spuren gezogen als an dem Muskel selbst; bei *Echidna* ist dieser Processus fast zur Unmerklichkeit degradirt.

Fewkes thut der Function des Muskels Erwähnung und sagt (1877, p. 115): „The action of the muscle is to draw the lower jaw backward, and perhaps to open the mouth by the short lever, whose length is the interval between its insertion and the glenoid fossa“ [1]). Hinsichtlich dieser Frage verweise ich auf meine Bemerkungen bei *Ornithorhynchus* (p. 18—19) [314—315].

3. Musculus pterygoideus externus.

(Fig. 5, 8, 14 *mpte*; Fig. 30 *opte*; Fig. 36 *ipte*.)

M. pterygoideus externus der Autoren.

„Er ist ein einköpfiger, verhältnissmässig langer, ... Muskel“ (Toldt 1905, p. 124), der von fester Bauart ist und deshalb als „der stärkste aller Kaumuskeln“ [Leche-Westling [2])] sich zu erkennen giebt. Er befindet sich zwischen der hoch entspringenden Hauptmasse des M. temporalis (s. oben) und dem verhältnissmässig tief beginnenden M. temporalis anterior und liegt in der Fossa infratemporalis hinter (caudal von) dem M. temporalis anterior und medial von dem M. zygomatico-mandibularis.

Unser Muskel entspringt unterhalb der Linea infratemporalis (Fig. 30, *opte*) von dem Anheftungsbezirke der am höchsten (am meisten dorsal) entspringenden Fasern des Cap. medium musc. temporalis. Von dieser Stelle dehnt sich die Ursprungsfläche an der seitlichen Schädelwand, d. h. an der Ala temporalis sphenoidei und an der spheno-temporalen Fontanelle (*fspht*) schräg nach unten und nach hinten (ventral-caudalwärts) bis zu einer Entfernung von 1,8 mm von dem oberen resp. lateralen Rande der vorderen Ecke des Foramen ovale aus. Die Länge der Ursprungsfläche beträgt 15 mm, die Breite 1—2 mm. Besonders starke Bündel kommen von der Gegend, wo die Alae orbitalis und sphenoidalis einander berühren.

Die Fasern verlaufen schräg nach unten und namentlich nach hinten, also mehr horizontal (caudalwärts) als diejenigen des M. temporalis anterior. Diesen „in stark nach hinten geneigter Richtung“ stattfindenden Verlauf giebt auch Toldt (1905, p. 124) an. Zugleich reichen die mehr lateral verlaufenden und mehr dorsal entspringenden Fasern weiter nach hinten und aussen als die mehr medial verlaufenden

---

1) Auch auf Toldt's Bemerkungen über die Function des Muskels (1905, p. 153, 154) sei hingewiesen.
2) W. Leche, 1889, p. 691.

und mehr ventral entspringenden, wodurch es zu einer leichten Drehung des M. pterygoideus externus in seinem Insertionsbereiche kommt.

Der Muskel setzt sich etwas hinter (caudal von) dem M. temporalis anterior an die dorsale resp. mediale Fläche des Unterkiefers, d. h. an dessen Proc. condyloideus an.

Die oberflächlichen, am meisten lateral verlaufenden Fasern heften sich nahe dem Gelenkkopfe an den lateralen resp. dorsalen Rand des Collum mandibulae, wo FEWKES eine kleine Erhebung zu finden glaubte [1]). Das hintere Ende dieser Fasern kommt hinter dem M. masseter zum Vorschein und ist in den Figg. 5 und 14 zu sehen.

Die tiefen, am meisten medial entspringenden Fasern inseriren an der dorsalen resp. medialen Fläche des Collum mandibulae, und zwar an dem hinteren Rande desselben (Fig. 36 *ipte*).

Einheitlich im Ursprungsbereiche, zeigt der Muskel in seinem Insertionstheile eine unansehnliche Gabelung, welche möglicherweise eine beginnende Differentiirung in zwei Endzipfel resp. Bäuche ankündigt.

Aus seiner verhältnissmässig horizontalen Lage kann man schliessen, dass er ein Ziehen des Kiefers nach vorn bewirkt. Der Bau des Kiefergelenkes bildet hierfür kein Hinderniss (vergl. auch den osteologischen Theil).

II. Ventrale Muskeln.

(Taf. LI + LII, Fig. 14, 15, 18.)

Innervirt vom Ramus masticatorius ventralis nervi mandibularis seu III. trigemini.

4. Musculus depressor mandibulae anterior.

(Fig. 14, *mdma.*)

Mylo-hyoidïen (la portion antérieure): CUVIER [2]), DUVERNOY [3]).
M. myloglossus (the superficial part): FEWKES [4]).
M. myloglossus (oberflächliche Schichte): WESTLING [5]).
M mylohyoideus (oberflächliche Schichte) LECHE [6]).
Transverse jugulaire (feuillet superficiel): CHAINE [7]).

Der M. depressor mandibulae anterior ist bisher nur vom rein myologischen Gesichtspunkte aus behandelt worden [8]), und zwar nicht als selbständiger Muskel, sondern nur als ein vorderes oder oberflächliches Blatt des M. mylo-hyoideus, eine Auffassung, die übrigens recht natürlich zu sein scheint, da unser Muskel thatsächlich zu dem M. mylo-hyoideus in enger Beziehung steht. Verwachsungen sind entweder zwischen den Muskeln selber oder zwischen ihren aponeurotischen Sehnen constatirt worden, und der N. mylo-hyoideus sendet zu beiden Muskeln innervirende Zweige.

Trotzdem finde ich die Grenzen zwischen beiden Muskeln genügend scharf markirt, um sie beide bei *Echidna,* wie bei den übrigen Säugethieren, als getrennte Individuen zu betrachten. Der oberflächliche der beiden Muskeln entspricht bei *Echidna*, wie ich finde, dem bei den anderen Säugethieren vorkommenden M. depressor mandibulae anterior.

1) Cf. FEWKES, 1877, p. 114: „A little projection is formed for that purpose."
2) G. CUVIER, 1835, T. IV, P. I, p. 491.
3) G. L. DUVERNOY, 1830, p. 5.
4) J. W. FEWKES, 1877, p. 116.
5) CH. WESTLING, 1889.
6) W. LECHE, 1889, p. 698.
7) J. CHAINE, 1900, p. 35 u. 43.
8) Auch CHAINE scheint die Nerven an seinen Muskelpräparaten nicht verfolgt zu haben, sondern beschränkt sich auf die Mittheilung von neurologischen Befunden aus der Literatur.

Chaine (1898/99, p. 113; 1900, p. 34, 43, 46)[1]) ist ganz abweichender Ansicht. Er findet den Musc. digastricus der höheren Säugethiere bei *Echidna* in dem Muskel wieder, den ich oben als Musc. detrahens mandibulae beschrieb, vermisst dagegen den Musc. mylo-hyoideus derselben gänzlich bei *Echidna*. Der Mylo-hyoideus werde bei *Echidna* durch den Musc. transversus jugularis physiologisch vertreten, einen Muskel, der ganz dem Transversus jugularis der Vögel entspreche, aber bei den höheren Säugethieren fehle. Dieser — dem M. mylo-hyoideus also nur analoge, nicht homologe — M. transversus jugularis habe bei *Echidna* und den Vögeln in übereinstimmender Weise zwei Lagen, eine oberflächliche und tiefe. Erstere entspricht meinem hier vorliegenden M. depressor mandibulae anterior, letztere dem weiter unten (p. 49f. [345 f.]) zu behandelnden M. mylo-hyoideus.

Ich kann diesen Auffassungen und Vergleichungen Chaine's, welche hinsichtlich der vorliegenden Gebilde *Echidna* von den anderen Säugern (*Ornithorhynchus* wurde von ihm nicht untersucht) ganz abtrennen und zu den Vögeln in nächste Beziehung bringen, um so weniger zustimmen, als die von Chaine unter der Bezeichnung Transverse jugulaire zusammengefassten Muskelgebilde bei *Echidna* von dem Ramus mylo-hyoideus nervi trigemini, bei den Vögeln in der Hauptsache von directen Aesten des Nervus facialis versorgt werden, ausserdem aber bei letzteren noch Beimengungen anderer heterogener Muskeln [des vom N. vago-accessorius und von Cervicalnerven versorgten Musc. cucullaris[2]), sowie des vorwiegend facialen M. sphincter colli] enthalten. Hätte Chaine die Innervation nicht gänzlich vernachlässigt, so würde er zu seiner, in keiner Weise haltbaren Vergleichung und Vereinigung grundverschiedener Gebilde und seiner unnatürlichen Trennung zusammengehöriger Muskeln nicht gekommen sein.

Der ebensowohl im Dienste des Zungen- und Hyoidealapparates wie des Kieferapparates stehende M. depressor mandibulae anterior von *Echidna* gehört der Regio intermandibularis an, aber als einzelner Repräsentant derselben, ohne ihre verschiedenen Componenten vollkommen in sich aufzunehmen. Er thut es nicht einmal im Verbande mit dem M. mylo-hyoideus, wie Chaine behauptet[3]), oder im Verbande mit den Mm. mylo-hyoideus und styloideus, wie man aus den Worten Duvernoy's herauslesen könnte[4]), sondern lässt hinter der Symphysis menti eine Fläche unbedeckt, die in ihrer Länge kaum der (bei einem erwachsenen Exemplare etwa 52 mm langen) Insertionslinie des Muskels nachsteht. Diese Fläche wird von einer Aponeurose, Ap. mylo-hyoidea (Fig. 14 *ámh*), ausgefüllt.

Der Muskel ist ziemlich oberflächlich gelagert. Er tritt zu Tage, nachdem die, an der Ventralfläche des Kopfes und des Halses sich ausbreitende und ihn deckende Hautmusculatur, d. h. der M. sphincter colli, entfernt worden ist. Er selbst bedeckt den Hauptheil des M. mylo-hyoideus, lässt aber dessen hinteren Abschnitt an den Seiten frei.

Der Muskel lässt seine Fasern, wie auch Fewkes angiebt, eine dünne Schichte bilden[5]). Sie strahlen von der Ursprungslinie, die an der ventralen resp. lateralen Fläche des Unterkiefers, medialwärts von dem

1) J. Chaine, 1900, p. 34: „Mylohyoïdien — Le mylohyoïdien n'existe pas chez l'Echidné; ce muscle est peut-être physiologiquement remplacé par le transverse jugulaire qui prend ici un développement considérable rappelant ... entièrement ce qui a lieu chez les Oiseaux." — P. 43: Transverse jugulaire. — Chez l'Echidné, il existe un transverse jugulaire qui présente un très grand développement; ce muscle rappelle entièrement par sa forme, ses rapports et ses insertions le transverse jugulaire des oiseaux". — P. 46: „Transverse jugulaire (des Oiseaux): Synonymie (A). Le feuillet superficiel a été appelé oberflächliche Lage des Cucullaris par les auteurs des Bronn's Klassen. — Hautmuskel des Halses (Subcutaneus colli) par Wiedemann et Tiedemann. — Peaucier du cou (plan superficiel) par Gervais et Alix. — Constrictor colli par Owen, Watson."

2) M. Fürbringer, 1888, p. 307; H. Gadow, 1891, p. 216.

3) J. Chaine, 1900, p. 35: „Les feuillets du transverse jugulaire" (n. b. Mm. depressor mandibulae anterior + mylohyoideus) „recouvrent tout l'espace compris entre les deux branches de la mandibule."

4) G. L. Duvernoy, 1830, p. 5: „Le mylo-hyoïdien" (n. b. Mm. mylohyoideus + depressor mandibulae anterior + styloideus + mastoideo-styloideus) „est un muscle fort qui remplit tout l'espace des branches de la machoire." Siehe auch unten bei M. mylo-hyoideus (p. 48 [344]).

5) Fewkes, 1877, p. 116: „The first and most superficial part" (of the M. myloglossus) „is very thin."

Processus coronoides liegt (Fig. 15 *odma*), gegen die Mitte der ventralen Fläche des Kopfes und des Vorderhalses fächerartig aus, um dort zum grössten Theil aponeurotisch zu inseriren. Seine hintersten Bündel verlaufen hierbei, womit ich CHAINE [1]) beistimme, mehr nach hinten als die vorderen nach vorn; die mittleren gehen transversal (Fig. 14 *mdma*).

Hierdurch wird die Form des Muskels bestimmt. Diese ist, wie CHAINE in der Hauptsache richtig angiebt, triangular [2]). Ich möchte diese Angabe nur dahin modificiren, dass die Spitze des ungleichschenkligen Dreieckes am Ursprunge vom Unterkiefer abgestumpft ist, dass der Muskel somit mehr einem Paralleltrapez gleicht, dessen kürzere Schrägseite nach vorn (rostralwärts) sieht, dessen längere Schrägseite nach hinten (caudalwärts) gekehrt ist, dessen kürzere Parallelseite dem Ursprunge entspricht und dessen längere Parallelseite mit der Insertion zusammenfällt.

Zwischen den beiderseitigen Muskeln findet sich in der Mittellinie eine sehnige Raphe, die in der grösseren vorderen Hälfte des Muskels am breitesten entwickelt ist; aber schon einige Millimeter lateral von dieser Raphe sind, wie auch FEWKES [3]) schon bemerkt, die aponeurotischen Insertionsfasern der Mm. depressores mandibulae anteriores mit denjenigen der tiefer liegenden Mm. mylo-hyoidei fest verwachsen.

Mit dem Hyoid steht der M. depressor mandibulae anterior nicht in unmittelbarer Verbindung. Er ist weder ganz frei von ihm [wie CHAINE [4]) meint], noch ist er direct mit ihm verbunden, sondern heftet sich an einen bindegewebigen Boden (Bindegewebslager), welcher, gerade so wie bei *Ornithorhynchus*, Beziehungen zum Hyoid hat.

Zur Berührung mit dem M. styloideus kommt es bei *Echidna* entweder sehr wenig (das untersuchte ausgewachsene Thier) oder gar nicht (das untersuchte Beuteljunge).

Vergleicht man die vordere Hälfte des Muskels mit seiner hinteren, so heben sich folgende Verschiedenheiten hervor. Der breitere vordere (rostrale) Abschnitt entspringt fleischig und inserirt so gut wie völlig sehnig. Der schmälere hintere (caudale) Abschnitt beginnt sehnig und inserirt zum grossen Theil fleischig. Die Fasern des rostralen Abschnittes verlaufen, abgesehen von den vordersten, vorwiegend transversal; diejenigen des caudalen Abschnittes gehen mehr schräg nach hinten. Kurz, der vordere Abschnitt erinnert mehr an den Typus eines Mylo-hyoideus, während der hintere mehr den Charakter eines Depressor mandibulae anterior, wie er sich bei *Ornithorhynchus* findet (siehe oben p. 21 [317] und Fig. 10 *mdma*), aufweist. Wenn die Annahme, dass der M. depressor mandibulae anterior ein Derivat des M. mylo-hyoideus repräsentirt, richtig ist, und unzweifelhaft hat dieselbe eine solide neurologische Stütze, so würde der vordere Abschnitt des Muskels einen ursprünglicheren Entwickelungsmodus bewahrt, der hintere Abschnitt dagegen einen fortgeschritteneren Differenzirungsgang eingeschlagen haben, d. h. denselben Weg, den die Säugethiere im Allgemeinen gegangen sind. Am meisten gleicht, wie schon angedeutet, der hintere Abschnitt des fraglichen Muskels von *Echidna* dem ganzen M. depressor mandibulae anterior von *Ornithorhynchus*, er ist aber in seiner Entwickelung noch nicht so weit fortgeschritten wie bei diesem. Die hintersten Bündel des M. depressor mandibulae anterior von *Echidna* sind nämlich nicht so schräg gestellt wie diejenigen von *Ornithorhynchus*, weil die Verbindung mit dem Unterkiefer bei *Echidna* nicht so weit

1) CHAINE, 1900, p. 35: „Les fibres postérieures sont fortement obliques en arrière, les antérieures se dirigent en avant, les moyennes sont transversales."

2) CHAINE, 1900, p. 35: „Le feuillet superficiel du transverse jugulaire" (n. b. M. depressor mandibulae anterior), „de forme triangulaire etc."

3) FEWKES, 1877, p. 116: „The first and most superficial part of the Myloglossus" (n. b. M. depressor mandibulae anterior), „the origin of the raphé is of course connected with the deeper parts of the Myloglossus" (n. b. M. mylohyoideus).

4) J. CHAINE, 1900, p. 35: „Le transverse jugulaire est constitué par deux feuillets musculaires, l'un superficiel ou ventral (n. b. M. depressor mandibulae anterior), „l'autre profond ou dorsal" (n. b. M. mylohyoideus) „ne présentant ni l'un ni l'autre aucune connexion avec l'appareil hyoïdien."

nach vorn geschoben ist wie bei *Ornithorhynchus*; bei *Echidna* befindet sie sich hinter dem Niveau des Processus coronoides, bei *Ornithorhynchus* vor diesem Processus.

Ein Vergleich von *Echidna* mit den höheren Säugethieren erleichtert die Beurtheilung betreffs der Stellung von *Echidna* in diesem Punkt noch mehr. Bei den höheren Mammalia zeigt die vordere sog. Kieferanheftung des M. depressor mandibulae anterior die Neigung, sich mehr und mehr rostralwärts zu verschieben, und zwar bei einigen Formen bis an den Kinnwinkel. Und hinten an dem Bindegewebslager in der Nähe des Hyoidapparates, oder am Hyoideum selbst, führt die Vereinigung des M. depressor mandibulae anterior mit dem vom N. facialis versorgten M. depressor mandibulae posterior oder richtiger einem hyoidealen Componenten des M. constrictor zur Bildung eines wirklichen M. digastricus, dessen vorderer Bauch vom N. trigeminus und dessen hinterer Bauch vom N. facialis innervirt wird.

Mit Rücksicht hierauf entsteht die Vorstellung, dass *Echidna* einen sehr primitiv gebauten M. depressor mandibulae anterior besitzt — wahrscheinlich den ursprünglichsten unter allen Säugethieren, *Ornithorhynchus* nicht ausgeschlossen.

Hiermit ist nicht gesagt, dass der Typus des Muskels, welcher *Echidna* zukommt, auf dem Wege der Vervollkommnung nothwendiger Weise seinen vorderen Abschnitt verlieren und seinen hinteren Abschnitt in die, bei *Ornithorhynchus* beobachtete Form überführen muss. Er kann auch andere Wege zur Weiterbildung einschlagen. So haben sich z. B. bei *Scalops* und *Talpa* die beiden Abschnitte von einander getrennt. Es ist hier zur Bildung von zwei Mm. depressores mandibulae anteriores, M. depressor mandibulae anterior lateralis (Textfig. 11 *mdmal*) und M. depressor mandibulae anterior medialis (*mdmam*), an jedem Unterkieferast gekommen (siehe Fig. 11).

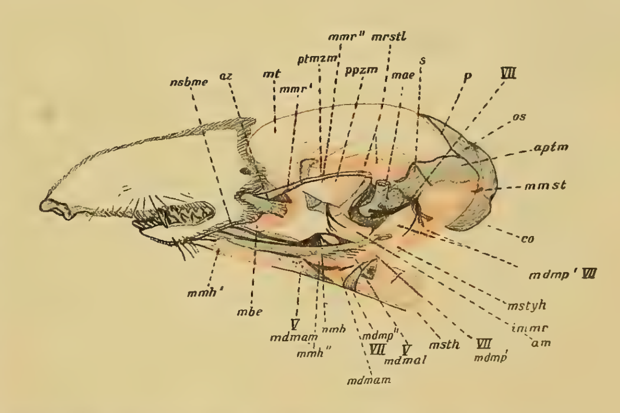


Fig. 11. Lateralansicht der Kiefermuskeln von *Talpa europaea*. Vergr. 2:1. Die beiden Mm. depressores mandibulae anteriores lateralis (*mdmal*) und medialis (*mdmam*) zeigen ihre verschiedenartigen Verbindungen mit dem M. depressor mandibulae posterior. Der erstere ist caudal mit dem M. depressor mandibulae posterior derselben Körperseite zusammengelöthet; der letztere verbindet sich unter Kreuzung seines Partners ventral mit dem M. depressor mandibulae posterior der entgegengesetzten Seite. Ausserdem ist noch die hintere, von dem genannten Trigeminus depressor unberührte Hälfte der primitiven Sehne (*mdmp"*) des M. depressor mandibulae posterior ventral von dem Hyoidapparate ersichtlich. *am* Angulus mandibulae, *aptm* Ala pterotica mastoidei, *az* Arcus zygomaticus, *co* Condylus occipitalis, *immr* Insertio musc. masseteris, *mae* Meatus auditorius externus, *mbe* Musculus buccinator externus, *mdmal* M. depressor mandibulae anterior lateralis, *mdmam* M. depressor mandibulae medialis, *mdmp'* M. depressor mandibulae posterior, *mdmp"* hinterer Zapfen der Sehne des M. depressor mandibulae posterior, *mmh'* M. mylohyoideus (oberflächliche, dem M. transversus mandibulae homologe Schicht), *mmh"* M. mylo-hyoideus (tiefere Schicht), *mmr'* M. masseter (oberflächliche Schicht), *mmr"* M. masseter (tiefere Schicht), *mmst* M. mastoideo-styloideus, *mrstl* Mm. rostrales et labiales, *msth* M. sterno-hyoideus, *mstyh* M. stylo-hyoideus, *mt* M. temporalis, *nmh* Nervus mylo-hyoideus, *nsbme* N. submentalis, *os* Occipitale superius, *p* Parietale, *ppzm* Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis, *ptmzm* Pars temporalis musc. zygomatico-mandibularis, *s* Squamosum, *V* N. trigeminus. *VII* N. facialis.

Da nun aber *Echidna* in den meisten Zügen eine vorgeschrittenere Organisation ihres Muskelsystems gegenüber *Ornithorhynchus* besitzt, so wird ihr primitiverer M. depressor mandibulae anterior dazu beitragen, die Lücke zwischen den beiden recenten Monotremen-Gattungen zu vergrössern und die phylogenetische Basis der Promammalia zu erweitern.

Wenn man nach den Ursachen fragt, welche dazu beigetragen haben mögen, die Differentiirung und

Entwickelung des M. depressor mandibulae anterior bei *Echidna* zurückzuhalten, bei *Ornithorhynchus* aber zu befördern, so ist die Antwort wohl in der Anpassung an verschiedene Lebensweise zu suchen.

Echidna, die ihre aus Insecten bestehende Nahrung mittelst ihrer schlanken, klebrigen Zunge fängt und dieselbe ferner, ohne zu kauen, einfach schluckt, streckt durch Zusammenpressen der Mundhöhle und der Zunge die letztere mit der nöthigen Schnelligkeit aus dem Maul hervor und braucht für diese Zusammenpressung [nach FEWKES[1])] folgende Muskeln: die Mm. anulares intimus und inferior und den M. mylo-glossus (d. i. den M. mylo-hyoideus und M. depressor mandibulae anterior). Die Muskeln sind hier in der Ordnung aufgeführt, in welcher sie bei der gemeinsamen Arbeit wirksam oder von Bedeutung sind. Je energischer die Muskeln die Zunge comprimiren, um so typischer wird ihre Gestalt sphincterähnlich sein. Also am meisten die der Mm. anulares, dann die des M. mylo-hyoideus und endlich die des M. depressor mandibulae anterior, welcher im grösseren Theil seines vorderen Abschnittes auch an einen Sphinctermuskel erinnert. Und diese Anordnung ist ja gerade die primitive, d. h. diejenige des Muttermuskels, des M. mylo-hyoideus. Das einzige, von der Form des M. mylo-hyoideus abweichende Moment, nämlich der schräge Faserverlauf der vordersten und der hintersten Bündel des M. depressor mandibulae anterior, wird dadurch eliminirt, dass die entgegengesetzten Richtungen, in welchen die vordersten und hintersten Fasern des Muskels verlaufen, sich so ergänzen und ausgleichen, dass als hauptsächliche Gesammtwirkung des Muskels die gleiche resultirt wie bei der Zusammenziehung der mittleren, rein transversalen Fasern. In dieser relativ primitiven Anordnung seiner Fasern wird der M. depressor mandibulae anterior von *Echidna* überhaupt kein „Depressor" des Unterkiefers im eigentlichen Sinne des Wortes sein; ebenso wird er aber auch kein Heber der Zunge sein. Diese Rolle hat der M. styloideus übernommen. Dagegen wird der M. depressor mandibulae anterior ausser der Hauptwirkung des eben erwähnten Herauspressens der Zunge aus dem Maule noch die Nebenwirkung haben, einen Druck auf die Ausführungsgänge der grossen ventralen Speicheldrüsen, zunächst auf den Ductus Bartholinianus seu sublingualis, welcher zwischen ihm und dem M. mylo-hyoideus verläuft, auszuüben. Durch zeitweiliges Pressen auf diese Ausführungsgänge wird die Zufuhr von Speichel für die Nahrung und für die leicht trocknende Fangzunge regulirt.

Ornithorhynchus dagegen, der seine Nahrung aus dem Schlamm aufsucht und mittelst seiner Zunge das Essbare von dem Unnützlichen ausscheidet, um danach das erstere zu kauen, hat durch fleissiges Bewegen seiner Kiefer und durch Heben seiner Zunge sich einen im Verhältniss zu dem der *Echidna* kräftigeren Depressor mandibulae anterior ausgebildet.

Nachdem der Muskel endlich bei den höheren Mammalia seinen Ursprung am Kiefer noch weiter nach vorn verlegt und seine Insertion dem Hyoid noch mehr genähert hat, kann er seine Wirkungen auf den Kiefer und das Zungenbein noch ausgiebiger ausüben.

Bei *Ornithorhynchus* ist der Muskel in der That noch ziemlich schwach; doch soll nicht übersehen werden, dass er von dem M. hyo-mandibularis RUGE's (Fig. 9 *mhm*) in seiner Arbeit unterstützt wird. Bei *Echidna* hingegen ist dieser Muskel nicht entwickelt. Auf die Ausführungsgänge der ventralen Speicheldrüsen wird der M. depressor mandibulae anterior kaum einen Druck ausüben können. Das Schnabelthier hat als Wasserbewohner und Muschelverzehrer kein Bedürfniss, seine Zunge zu befeuchten und klebrig zu machen. Seine Speicheldrüsen sind auch im Verhältniss zu denen von *Echidna* schwach.

Wenn endlich in Frage steht, zu welchem von den beiden Apparaten, dem Kieferapparat oder dem Hyoidapparat, der M. depressor mandibulae anterior der Monotremen physiologisch die wichtigeren Beziehungen hat, so wird die Antwort zu Gunsten der Bewegung des Hyoides ausfallen.

---

1) FEWKES, 1877, p. 117: „The function of the Myoglossus muscle is to combine with the annular muscle in pressing the posterior part of the tongue, against the roof of the mouth."

5, 6. Musculus mylo-hyoideus (incl. Pars tympano-hyoidea).

(Fig. 14, 15 *mmh.*)

Mylo-hyoïdien (la seconde portion): Duvernoy[1]).
Mylohyoïdien (la moyenne portion): Cuvier et Duméril[2]).
M. myloglossus (the deeper part + M. styloglossus): Fewkes[3]).
M. mylohyoideus (die tiefere Schichte): Leche[4]).
M. myloglossus (die tiefere Schichte): Westling[5]).
Transverse jugulaire (feuillet profond): Chaine[6]).

Ueber der Dorsalfläche des M. depressor mandibulae anterior liegt, von ihm bedeckt, ein starker Muskel, der M. mylo-hyoideus, welcher wegen seiner Uebereinstimmung in manchen Punkten, z. B. Lage, Form, Faserverlauf, Innervation und Wirkung, von den Autoren (Duvernoy 1830, Cuvier 1835, Fewkes 1877, Leche 1887, Westling 1889, Chaine 1900) mit ihm vereinigt worden ist. Beide sind als Portionen, Theile oder Schichten eines grossen Muskels bezeichnet worden. Doch gehen die Meinungen in Bezug auf die Frage auseinander, wie viele Elemente bei der Zusammensetzung des Muskels betheiligt sind. Fewkes[7]) z. B. scheint darüber zweifelhaft zu sein, ob er eine Abtheilung von dem M. mylo-hyoideus absondern und sie als einen separaten Muskel „M. styloglossus"[8]) auffassen soll. Westling schliesst sich Fewkes an.

Giebt es also Autoren, welche die beiden angedeuteten Muskeln nicht ganz ohne weiteres zu dem fraglichen Muskelcomplexe rechnen, so giebt es auch solche, welche das betreffende Muskelgebilde noch durch Zufuhr fremder Elemente vergrössern wollen. So scheint z. B., wie schon Chaine[9]) bemerkt hat, Cuvier den M. styloideus und vielleicht auch den M. mastoideo-styloideus, von welchen allerdings der erstere nach Gestalt und Faserverlauf eine gewisse Aehnlichkeit mit einer Mylo-hyoideus-Abtheilung besitzt, als dritte Portion des grossen Mylo-hyoideus-Complexes angesprochen zu haben. Und man könnte auch Duvernoy als Vertreter dieser Ansicht anführen. Er hat sogar früher als Cuvier darüber berichtet[10]). Diese beiden

1) G. L. Duvernoy, 1830, p. 5—6: „Le mylo-hyoïdien est un muscle fort qui remplit tout le space des branches de la machoire et s'étend jusqu'à l'os hyoïde, auquel il se fixe. La première portion" (n. b. M. depressor mand. anter.) „s'attache au bord de ces branches, la seconde" (n. b. M. mylo-hyoideus) „s'arrête plus en dedans sous la membrane palatine, comme cela a lieu fréquemment dans les oiseaux, et il y en a une dernière" (M. styloideus + mastoideo-styloideus) „plus étroite qui remonte, comme dans les reptiles, jusqu'à l'occiput. C'est celle qui tient à l'os hyoïde. Les fibres de ce muscle sont transversales et interrompues dans leur milieu par une bande aponeurotique."

2) G. Cuvier, 1835, T. IV, Part. I, p. 491: „Dans l'Echidné j'y ai reconnu trois portions, comme dans certains reptiles: une postérieure" (n. b. M. styloideus + mastoideo-styloideus) „qui remonte sur les côtés de l'occiput; une moyenne" (n. b. M. mylo-hyoideus) „qui se fixe en partie à la membrane palatine; et une antérieure" (n. b. M. depressor mandibulae anterior).

3) J. W. Fewkes, 1877, p. 116—117: „The Myloglossus is a very complicated muscle and may conveniently be divided into two parts . . . A second part of the Myloglossus" (n. b. M. mylo-hyoideus) „is much larger, and more important than the one already mentioned. It arises from a common raphe with its fellow of the opposite side, along the mid-line of the throat, together with an M. annulus inferior. It is inserted upon the under side of the skull, in a line extending from the anterior portion of a styloid region to a point under the angle of the jaw. — In addition to these two parts of the Myloglossus there is posterior to them all, a muscle quite distinct, which may be a portion of the Myloglossus. I have, however, described it as an M. styloglossus." (Hinsichtlich dieses Theiles siehe noch Anm. 8 dieser Seite.)

4) W. Leche, 1889, p. 698—699: „Die tiefere Schicht hat eine ausgedehnte Ursprungslinie am Rachen, am Proc. pterygoideus und an einem Sehnenblatte, welches den Boden des medialen Theiles der Orbito-Temporalhöhle bildet."

5) Ch. Westling, 1889, bei den Bezeichnungen zu den Figg. 1 und 2, Taf. I, und Fig. 9a, Taf. III.

6) J. Chaine, 1900, p. 35: „Le transverse jugulaire est constitué par deux feuillets musculaires, l'un superficiel ou ventral" (n. b. M. depressor mandibulae anterior), „l'autre profond ou dorsal" (n. b. M. mylo-hyoideus).

7) Die Beschreibung von Fewkes (1877, p. 117) betreffs der hintersten Abtheilung des M. mylo-hyoideus (oder des von ihm sogenannten „M. styloglossus") ist ein wenig undeutlich. Er sagt einerseits, der Muskel wäre „intimately connected with the Myloglossus", und fährt andererseits fort: „It forms a distinct muscle from the preceding", ohne den Widerspruch in diesen beiden Citaten aufzuklären.

8) In Wirklichkeit fehlt den Monotremen ein echter M. stylo-glossus.

9) J. Chaine, 1900, p. 35: „Cuvier en décrit une troisième couche; il est probable que cette troisième lame de Cuvier correspond au stylo-hyoïdien."

10) Duvernoy, 1830 (vergl. Anm. 1).

Muskeln werden jedoch vom N. facialis innervirt und müssen daher selbstverständlich von dem fraglichen Complexe ausgeschieden werden.

Im Verhältniss zu dem entsprechenden Muskel von *Ornithorhynchus* ist der M. mylo-hyoideus von *Echidna* grösser und einheitlicher.

Besonders in der Gegend seines Ursprunges wird der Muskel von *Echidna* durch eine compacte Masse vertreten; dagegen kann er in der Nähe seiner Insertion eine gewisse Neigung zur Spaltung zeigen, die jedoch noch nicht zur Sonderung eines selbständigen Theiles, wie des Musc. tympanico-hyoideus bei *Ornithorhynchus*, geführt hat.

Zwar ist die hinterste Bündelgruppe von der übrigen Muskelmasse ein wenig abgelöst; und dieser Umstand hat Fewkes[1]) Veranlassung gegeben, dieselbe unter besonderem Namen als „M. stylo-glossus" zu beschreiben, ohne sich indessen bestimmt für dessen selbständige Natur zu entscheiden. Bei den von mir untersuchten Exemplaren von *Echidna* dagegen war diese Pars tympanico-hyoidea von dem übrigen M. mylo-hyoideus nicht zu trennen, weshalb ich den M. mylo-hyoideus incl. Pars tympanico-hyoidea als einheitliches Gebilde auffasse.

Der M. mylo-hyoideus entspringt bei *Echidna* nicht, wie gewöhnlich, von dem Unterkiefer, sondern von der Basis cranii[2]) oder von Theilen (Fascien, Knorpelbildungen etc.), welche mit dem Schädelgrund verbunden sind, sowie von den Wänden des Mundgewölbes und des Rachens.

Die vordersten Bündel des M. mylo-hyoideus kommen von einem Fascienblatte im Niveau des Foramen rotundum[3]), die auf dieses folgenden von der hinteren Hälfte des äusseren Randes des Os palatinum[4]) und noch weiter nach hinten kommende caudale Bündel von der Fortsetzung des Rachenrandes nach hinten über das Os pterygoideum[5]) hinweg bis zu der schwach abgerundeten Ecke, an welcher der laterale Rand des Knochens in einen transversalen Hinterrand übergeht. Auch überspringen zahlreiche Muskelfasern die erwähnten Ränder des Pterygoideum. So beginnen z. B. einige Bündel von der latero-ventralen Fläche dieses Knochens zwischen dem Foramen ovale und der vorspringenden Ecke der Pauke, andere von dem fascienartigen dünnen und schwer wahrnehmbaren Ligamentum pterygo-mandibulare, noch andere von der latero-ventralen bindegewebigen Brücke über dem äusseren Tympanalraume, von dem Tympanum (kräftige Bündel) bis nahe zu der Stelle, wo der äussere Gehörgang sich bindegewebig anheftet, und endlich (ein unbedeutendes Contingent) von dem vorderen Rande der Knorpelplatte des Stylohyale. Bei dem Beuteljungen waren keine stylohyalen Bündel wahrnehmbar.

Es ist gerade das tympanale Ursprungsgebiet, von welchem diejenigen Bündel kommen, welche man als nicht séparirte Pars tympanico-hyoidea dem M. tympanico-hyoideus von *Ornithorhynchus* vergleichen kann und welche zugleich mit dem M. stylo-glossus von Fewkes identisch sind. Fewkes sagt (1877, p. 17): „It arises from the stylohyal cartilage at its upper and proximal end; and forms with its fellow of the opposite side, a loop extending to its insertion, in a median raphé behind the Myloglossus, and superficial to it. Near its origin it is tendinous." In Wirklichkeit ist er hier fleischig, obwohl es den Anschein

---

1) Fewkes, 1877, p. 117: „In additions to these two parts of the Myloglossus there is posterior to them all, a muscle quite distinct, which may be a portion of the Myloglossus. I have, however, described it as an M. stylo-glossus" (vergl. auch Anm. 3 u. 7 auf p. 49 [345]).

2) Westling (1889) giebt eine Abbildung seiner Ursprungsfläche am Knochen (Taf. III, Fig. 9 *mgl"*).

3) Leche (1889, p. 699) sagt: „Von einem Sehnenblatte, welches den Boden des medialen Theiles der Orbito-Temporalhöhle bildet."

4) Cuvier, 1835, p. 491: „Une moyenne portion, qui se fixe en partie à la membrane palatine." — Duvernoy, 1830, p. 5: „La seconde portion s'arrête plus en dedans sous membrane palatine." — Chaine, 1900, p. 35: „En avant du bord du ptérygoïde, les fibres musculaires de cette lame se terminent sur une aponévrose qui vient s'insérer sur le bord de l'os palatin."

5) Bezüglich der morphologischen Bedeutung des Os pterygoideum vergleiche den Nachtrag am Ende der Abhandlung.

hat, als ob er sehnig entspringe, da die Knorpelplatte des Stylohyale durch Bindegewebe mit der Wurzel desselben Knochenbogens in der Nähe der Insertion des M. mastoideo-styloideus seu M. cranio-auricularis (RUGE) verbunden ist. Diese bindegewebige Verbindung hat jedoch nichts mit unserem Muskel zu thun.

FEWKES (1877) fährt fort: „It broadens and flattens as it nears its insertion. Its origin is just back of the ear tube (meatus auditorius externus) above the origin of the Stylohyoideus."

In der Form einer Pars tympanico-hyoidea habe ich bei *Manis javanica* Bündel des M. mylo-hyoideus getroffen, die einen gewissen Grad von Selbständigkeit zeigten, obschon nicht in dem Maasse, wie bei *Ornithorhynchus*, sondern mehr wie bei *Echidna*.

Man findet also an der ausgedehnten Entstehungsfläche des M. mylo-hyoideus von *Echidna* mehrere Stellen, welche den verschiedenen Elementen der Mylo-hyoideus-Gruppe in derselben Weise wie bei *Ornithorhynchus* zum Ursprunge dienen. Als solche sind das Ligamentum pterygo-mandibulare, das Os tympanicum und endlich auch der rauhe, dicke Hinterrand des Os pterygoideum an der hinteren, lateralen Ecke dieses Knochens hervorzuheben.

Von der letztgenannten Stelle entsprang bei *Ornithorhynchus*, wie schon daselbst p. 23 [319] angegeben, bisweilen der Fasciculus pterygo-hyoideus (Fig. 12 *fpth*) mittelst einer kräftigen Sehne, verlief an den übrigen Bündeln des M. mylo-hyoideus vorbei, sie kreuzend, schräg medialwärts und vorwärts und verband sich mit dem oft besprochenen bindegewebigen Boden (bindegewebigen Lager) in der Mittellinie. Wenn man den M. mylo-hyoideus von *Echidna* von der dorso-medialen Seite betrachtet, so sieht man ein im Beginne ziemlich kräftiges Sehnenbündel gerade von der hinteren Ecke des Pterygoideum entstehen und, unter Kreuzung der mit ihm verbundenen Fascie des M. mylo-hyoideus, sich schräg nach vorn und medialwärts begeben, um, breiter und dünner werdend, gegen den mittleren, medialen Theil des Muskels allmählich zu verschwinden. Dieser Sehnenstreifen ist als der einzige Rest eines verschwundenen Fasciculus pterygo-hyoideus bei *Echidna* aufzufassen. Obwohl er hier ganz nutzlos zu sein scheint, ist er doch nicht ohne Bedeutung für das Thier gewesen. Er hat an den Stellen, über die er hinstreicht, die Wand des Rachens verstärkt und somit feste Anheftungspunkte geschaffen, an welchen der M. mylo-hyoideus bei der Vermehrung seiner Bündel sich anheften kann.

Diese kurzen Bündel sind wohl für *Echidna* eigenartige Bildungen. Ausserdem dürfte die Ausbreitung der Entstehungsfläche des M. mylo-hyoideus nach hinten über den Gehörgang und über die Stylohyalplatte hinweg ein Characteristicum dieses Monotremen sein.

Die bemerkenswertheste Eigenthümlichkeit des M. mylo-hyoideus von *Echidna* liegt aber darin, dass sein Ursprung nicht am Unterkiefer stattfindet. Diese Verlegung der Origo an den Schädel wird wohl eine secundäre Erscheinung sein, die vermuthlich damit zusammenhängt, dass *Echidna* seine Nahrung nicht kaut.

Eine eigenthümliche Verlagerung der Mylo-hyoideus-Bündel ist noch hervorzuheben. Sie besteht darin, dass die Pars tympanico-hyoidea von *Echidna* nicht wie bei *Ornithorhynchus* die hinterste Abtheilung in der Reihe der ventralen sphincterartigen Trigeminusmuskeln des Kopfes ist, sondern dass diese durch die von der hinteren Ecke des Pterygoideum von *Echidna* entspringenden Bündel repräsentirt wird; diese entstehen noch mehr caudalwärts. Dieses eigenthümliche Verhalten kommt daher, dass bei *Echidna* das grosse Pterygoideum ungemein weit nach hinten reicht.

Alle Fasern des M. mylo-hyoideus verlaufen in medialer Richtung etwas divergirend, die vordersten schräg nach vorn, die hintersten schräg nach hinten, die mittleren quer. Sie inseriren in der Regel in einer langen Insertionslinie an der Raphe. An dem von mir untersuchten ausgewachsenen Exemplare

machten nur die vordersten Bündel hiervon eine Ausnahme, indem dieselben an der Fascie des M. genio-hyoideus Befestigung fanden.

Die Fasern des M. mylo-hyoideus reichen nicht so weit rostralwärts wie die Fasern des M. depressor mandibulae anterior. Dagegen erstrecken sich seine hintersten Fasern weiter caudalwärts als diejenigen des zuletzt erwähnten Muskels, indem sie Seite an Seite mit den vordersten Bündeln des M. styloideus verlaufen.

Dass die bindegewebige Insertionsfläche des M. mylo-hyoideus durch eine verbindende sehnige Brücke an das Hyoideum gebunden ist, wurde bereits oben (p. 46 [342]) erwähnt.

Die Wirkung des M. mylo-hyoideus fällt in der Hauptsache mit derjenigen des M. depressor mandibulae anterior zusammen und wurde bereits bei diesem Muskel (p. 48 [344]) erwähnt. Der M. mylo-hyoideus steht zu dem Ductus submaxillaris seu Warthonianus in derselben Beziehung wie der M. depressor mandibulae anterior zu dem Ductus sublingualis seu Bartholinianus.

(7. Musculus pterygo-spinosus.)

Trotz genauer Durchmusterung war keine Spur von Muskelfasern, welche dem M. pterygo-spinosus von *Ornithorhynchus* entsprechen könnten, bei den von mir untersuchten *Echidna*-Exemplaren zu finden.

8. Musculus tensor tympani.

(Fig. 18 *mtt.*)

Wie Eschweiler (1899, p. 558, 559) hervorhebt, haben die Muskeln der Gehörknöchelchen eine besonders geringe Beobachtung von Seite der vergleichenden Anatomen erfahren, obwohl sie doch gerade ein interessantes Object vergleichend-anatomischer Untersuchung sind.

Die ersten wirklich vergleichend-anatomischen Untersuchungen sind von Zuckerkandl (1883, p. 104) ausgegangen. Er legt hauptsächlich Werth auf die Structurverhältnisse des Muskelbauches, hat aber ausserdem auch zum ersten Mal auf die Verschiedenheiten aufmerksam gemacht, welche der Tensor tympani der Thiere in seinem Zusammenhang mit der Tuba Eustachii aufweist, und daraus eine vergleichend-anatomische Deutung für den Tensor tympani des Menschen herzuleiten versucht.

Kostanecki (1890) verfolgte die Tuben-Gaumen-Musculatur durch die einzelnen Säugethierordnungen hindurch und berücksichtigt nicht nur die Tubenmuskeln in ihren Verhältnissen zur Tube, sondern berührt auch ihren genaueren Verlauf, ihre gegenseitigen Verhältnisse und ihre Beziehungen zu den angrenzenden Muskeln. Als Vergleichungsobject ist unter den Monotremen nur *Ornithorhynchus* herangezogen worden. Der von ihm (Kostanecki, 1890, p. 31) als klein bezeichnete M. tensor tympani dieses Monotremen wurde aber, wie es scheint, nicht genauer untersucht.

Der erste Autor, welcher den vorliegenden Muskel bei den beiden Monotremen-Familien behandelt hat, ist Eschweiler (1899) in seiner mikroskopischen, auf Serienschnitte gegründeten Untersuchung über die Topographie des Mittelohres. Er hat nachgewiesen, dass der M. tensor tympani bei gewissen Säugethieren als zweibäuchiger Muskel auftreten kann, und sieht diese Form des Muskels als eine ursprüngliche an. Unter den Monotremen hat *Ornithorhynchus* einen zweibäuchigen Tensor, *Echidna* dagegen einen einbäuchigen. Der Muskel ist bei *Echidna* auf den Felsenbein-Bauch beschränkt und zeigt keine Verbindung mit der Tuba Eustachii. Doch leitet der Befund bei *Echidna* nach Eschweiler, „keine in einer bestimmten Richtung fortschreitende Entwickelung des M. tensor tympani“ ein. Der M. tensor tympani ist,

soweit wenigstens die von ihm untersuchten Säugethiere (*Ornithorhynchus, Echidna, Manis javanica, Mus musculus, Felis domestica, Homo*) erkennen lassen, „sowohl seiner Lage wie seiner Verlaufsrichtung nach, in wechselnder Form ausgebildet. Der sog. Felsenbein-Bauch und der Rachen-Bauch sind aber nicht differente Theile, von denen der eine dem Rachen, der andere dem Gehörorgan zugetheilt ist, sondern bei der sehr unvollständigen Trennung von Rachen- und Paukenhöhle, wie sie bei *Ornithorhynchus* existirt, sind beide als Rachenmuskeln anzusehen, von denen der eine vom Felsenbein entspringt, weil dieses unmittelbar an die Rachenwand heranreicht."

Eine genaue Beschreibung des M. tensor tympani von *Echidna*, wie überhaupt des Gehörorgans der Monotremen, giebt Denker (1901) nach makroskopisch ausgeführten Präparaten. Er sagt (p. 641): „Ein grosser Theil der medialen Wand (der Paukenhöhle), besonders in deren unterer Hälfte, wird bedeckt von dem flach sich ausbreitenden, vom unteren Rande entspringenden Musculus tensor tympani, dessen Fasern die Richtung von unten nach vorn-oben nehmen. Die aus dem Muskel hervorgehende Sehne verläuft in der bindegewebigen Scheidewand, welche die Paukenhöhle von dem Recessus epitympanicus trennt, und befestigt sich an der hinteren unteren Ecke der medialen Wand des Hammerkopfes.

Dazu möchte ich noch folgende Notizen beifügen, indem ich hierbei zugleich auf die bei *Ornithorhynchus* gegebene Beschreibung (p. 26—27 [322—323]) verweise.

Der Muskel ist bei *Echidna* kleiner als bei *Ornithorhynchus*, repräsentirt aber auch hier unter den Muskeln des Mittelohres der Säugethiere eine relativ voluminöse Bildung. Bei dem Beuteljungen ist er verhältnissmässig grösser als bei dem ausgewachsenen Thiere.

Seine äussere Form verändert sich auch. Bei dem Beuteljungen ist er breit und platt und hat eine relativ breite Sehne (Fig. 18), gleicht somit dem Felsenbeinbauche bei *Ornithorhynchus*. Bei dem ausgewachsenen Thier ist seine Form kolbenartig, der Bauch dick und die kräftige Sehne zugespitzt, ziemlich lang und cylindrisch. Der Bauch füllt nicht nur die Nische in der vorderen medialen (resp. unteren) Ecke der Paukenhöhle aus, sondern bekommt auch einen Zipfel von dem knöchernen Semicanalis der Tuba. Dieser wird weder von Eschweiler noch von Denker erwähnt und tritt vielleicht nicht constant auf. Der Muskel wird von der ventralen Seite her von der Tuba Eustachii bedeckt, steht aber nicht mit ihr in Verbindung, sondern entspringt vom Felsenbein neben der vorderen Umwandung der Rinne für die Tuba.

Westling (1889, p. 43) hat dem Muskel bei *Echidna* eine ganz sonderbare Innervation zugeschrieben, indem diese Autorin von einer Innervation durch den N. facialis spricht. Nach ihr soll der N. facialis unmittelbar nach seinem Austritte aus dem Foramen stylo-mastoideum einen Nerven zum mittleren Ohr durch die Oeffnung in dem Ringe, der von Tympanicum und Malleus gebildet wird, senden. „Dieser Nerv (*fc'* Fig. 3) versorgt theils den Muskel (*Tt*), der vom medialen Theil (in der Nähe der Tuba Eustachii) der Paukenhöhle entspringt und sich am Halse des Hammers befestigt, theils geht er (Chorda tympani) oberflächlich vom genannten Muskel . . . . . bis zur Vereinigung mit dem N. lingualis". Westling erblickt darin eine Ausnahme von der von C. Rabl (1887) aufgestellten Behauptung, dass der Muskel des Hammers stets durch den Nerv. trigeminus innervirt werde.

Ich habe meine Aufmerksamkeit speciell auf diesen Punkt gerichtet und durch die Präparation folgendes Ergebniss erhalten. Die Chorda tympani (Taf. LIII + LIV, Fig. 25 *cht*) zweigte sich ausserhalb des Schädels von dem Stamme des N. facialis (*VII*) ab und drang an der von Westling angegebenen Stelle in die Paukenhöhle ein. Mit der Chorda verliefen mehrere ganz feine Aestchen (*nmst*), welche den Anschein von Zweigen derselben hatten. Sie gelangten aber nicht in die Paukenhöhle, sondern gingen, der Wand des Schädels dicht angeschlossen, zu dem Ursprungstheile des M. mastoideo-styloideus. Sie sind also als Nervi mastoideo-styloidei zu bezeichnen; das untersuchte Exemplar von *Echidna* besass 6 derartige feine Nervenbündel, von

denen einige auch keinen Anschluss an die Chorda hatten (Fig. 25 *nmst*). Innerhalb der Paukenhöhle gab die Chorda weder bei *Ornithorhynchus* (vergl. auch Fig. 37 und 38 *cht*) noch bei *Echidna* einen Ast ab. Auch bei der stärksten Vergrösserung waren keine von ihr sich abzweigende Nerven zu finden. An der Stelle, wo WESTLING in ihrer Fig. 3 den Nerv *fc'* eingezeichnet hat, spannt sich die bindegewebige Scheidewand zwischen der eigentlichen Paukenhöhle und dem Recessus epitympanicus aus. Es ist möglich, dass WESTLING irgend welche in diesem häutigen Septum befindliche Schleimhautfalte oder Sehnengewebsfaser für einen feinen Nervenfaden gehalten hat. Der M. tensor tympani bekommt jedenfalls keinen Zweig von der Chorda, sondern wird, wie auch im neurologischen Abschnitt gezeigt werden soll, von dem Nervus trigeminus innervirt. Das Gleiche haben die Untersuchungen von M. FÜRBRINGER (1904, p. 618) ergeben; derselbe konnte bei *Ornithorhynchus* und *Echidna* nur eine Innervation des Musc. tensor tympani durch den vom N. trigeminus abgegebenen Nervus tensor tympani constatiren. *Echidna* bildet also keine Ausnahme von der allgemeinen, insonderheit von RABL hervorgehobenen Regel, dass der M. tensor tympani zu der Gruppe der Trigeminus-Muskeln gehört.

II. Neurologischer Theil.

A. *Ornithorhynchus anatinus.*

Nervus trigeminus.

(Taf. LI + LII, Fig. 9—11; Taf. LIII + LIV, Fig. 19 u. 20; Taf. LV + LVI, Fig. 26.)

MECKEL[1]) hat in seiner Monographie über *Ornithorhynchus* diesen Nerven beschrieben und abgebildet. Vor allen Dingen hat der Nervus trigeminus durch seine riesige Volumenentfaltung den berühmten Anatomen überrascht, und er hebt diese Thatsache auch eindringlich hervor[1]). An meinem Exemplare besitzt der Stamm an der Stelle, wo er sich in seine 3 Hauptäste theilt, eine Breite von 12,5 mm. Der Ramus primus ist nach MECKEL der schwächste Hauptzweig, der R. secundus der dickste und der etwas dünnere R. tertius der breiteste; diesen letzten fand ich 7 mm breit. Die beiden Hauptäste kommen für die vorliegende Untersuchung nicht in Betracht; zu ihrer genaueren Kenntniss verweise ich auf die genannte Monographie von MECKEL (p. 35). Hier handelt es sich allein um den dritten Hauptast, den Ramus tertius s. mandibularis.

Ramus tertius seu mandibularis.

(Fig. 19 u. 20.)

Wie bei der ganz überwiegenden Mehrzahl der Wirbelthiere ist dieser Hauptast des N. trigeminus allein ein gemischter, der neben sensiblen auch motorische Nervenelemente in sich enthält. Die letzteren, als die Versorger der Trigeminus-Musculatur, stehen für unser Interesse obenan und sollen in der Folge vorzugsweise berücksichtigt werden.

---

1) J. FR. MECKEL, 1826, p. 35: „Rationem hujus nervi ad reliquos e cerebro exeuntes jam supra (p. 34) diximus, hic, eum reliquos omnes, non tantum cerebrales, sed totum systema nervosum periphericum simul fere aequare, adjicimus. Hoc ex collatione diametrorum facile patebit. Nervi trigemini radix simplex, modo jam supra dicto, lineas quinque lata, unam crassa est. Nervus opticus vix tertiam lineae partem, facialis et acusticus dimidiam, reliqui omnes simul sumti unam cum dimidia in diametro metiuntur. Spinalibus, simul sumtis, si tres lineas tribuo, nimis largior."

Die motorischen Trigeminus-Fasern sind bei *Ornithorhynchus* wie bei allen Säugethieren innerhalb einer besonderen Portion, Portio minor (*pmi V.*), enthalten, welche in den Ramus anterior seu masticatorius übergeht.

Als einheitlicher Nerv ist die Portio minor nur innerhalb des Schädels sichtbar, sie misst hier 1,5 mm an Breite, während die erheblich grössere sensible Wurzel des ganzen Trigeminus, die Portio major, in der Gegend der Verzweigungsstelle 11,5 mm breit ist.

Das sensible Element des Trigeminus ist bei *Ornithorhynchus* dem motorischen wohl in höherem Grade an Stärke überlegen als bei irgend welchem anderen Säugethiere.

Die motorische Wurzel (*pmi V.*), die ursprünglich medial neben der sensiblen Portio major liegt, kreuzt dann den Ramus secundus und kommt darauf in dasselbe Niveau wie der sensible Theil des Ramus tertius. Sie tritt damit als kleinerer vorderer Ramus anterior gegenüber dem stärkeren sensiblen Ramus posterior auf, verläuft längs des vorderen Randes des letzteren und geht dann, mehr einen eigenen Weg einschlagend, nach aussen, indem sie den kurzen Canalis trigemini durchläuft, welcher durch ausgebogene Ränder des Foramen ovale gebildet ist. An der äusseren Oeffnung des Kanales, also am Foramen ovale, befindet sie sich dorso-lateral von der sensiblen unteren Mandibularis-Wurzel.

Innerhalb des Kanales beginnen die beiden Wurzeln bezw. Aeste des Ramus mandibularis sich zu theilen; dieser Theilungsprocess ist im Anfang kein completer, sondern combinirt sich hier zum Theil mit einem Austausch von Fasern.

Bevor darüber Näheres berichtet wird, ist es rathsam, zu untersuchen, in welche Beziehung der Ramus mandibularis zu dem sympathischen Nervensysteme in der Gegend des Foramen ovale tritt. Es handelt sich hierbei um das Ganglion oticum, seine Wurzeln und peripheren Zweige.

Ganglion oticum s. Arnoldi.

(Fig. 20 *go.*)

In der Nähe vom Foramen ovale liegt der Portio minor trigemini ein 0,8 mm dickes, abgeplattetes Ganglion medial an, das, aller Wahrscheinlichkeit nach, dem Ganglion oticum entspricht. Bei *Ornithorhynchus* tritt das Ganglion als Verdickung eines Nerven auf, welcher, von hinten kommend und vorwärts ziehend, den R. mandibularis kreuzt (Fig. 19, 20 *sc*). Die Verbindungen des Ganglion mit den benachbarten Nerven theilen sich in zwei Gruppen von Wurzeln und peripheren Zweigen.

a) Wurzeln des Ganglion oticum.

Der 0,5 mm dicke sympathische Nerv jener Gegend, welche ohne scharfe Grenze in das hintere Ende des Ganglion oticum übergeht, dient als Sammler der Wurzeln des Ganglion. Dieselben kommen, ausser von dem Halstheil des N. sympathicus (Fig. 19 u. 20 *ns*), auch vom N. glossopharyngeus (*nt*) und vom N. facialis. Die von dem Facialis und Glossopharyngeus ausgehenden Fasern dürfen vielleicht mit dem N. petrosus superficialis minor des Menschen und der höheren Mammalia homologisirt werden.

1. N. tympanicus. (Fig. 19 u. 20 *nt.*)

Von hinteren Ursprungsbündeln des Kopfsympathicus waren zwei vorhanden. Das stärkere Bündel wurde leider verletzt und konnte nach seinem Ursprunge deswegen nicht weiter verfolgt werden. Das schwächere (*nt*) stammte aus dem N. glossopharyngeus und zog in diagonaler Richtung durch die

Paukenhöhle von der hinteren, inneren (resp. unteren) zur vorderen, äusseren (resp. oberen) Ecke der Höhle, wo es sich mit dem N. sympathicus verband und somit einen Plexus tympanicus bildete (Fig. 19).

2. Radix sympathica. (Fig. 19, 20 *ns.*)

Das mittlere Ursprungsbündel des Sympathicus cephalicus kommt von der Halsgegend medial von und vor dem N. glossopharyngeus. Es steigt längs der vorderen Begrenzung der Paukenhöhle schräg aufwärts und nach vorn, um, wie gesagt, mit dem vorigen Nervenbündel sich zu vereinigen, wodurch der N. sympathicus einen beträchtlichen Zuwachs an Nervenfasern bekommt.

3. Ramus communicans (Rami communicantes) cum Nervo faciali. (Fig. 19, 20 *rcf.*)

Das vorderste der Ursprungsbündel stammt aus dem N. facialis und ist vielleicht mit dem Ramus communicans facialis ad Nervum petrosum superficialem minorem des Menschen und der höheren Mammalia zu identificiren. Der Nerv entspringt dicht neben einem anderen, dessen Verlauf nicht näher festgestellt wurde. Beide gehen von der Stelle des Hauptstammes aus, wo man das Ganglion geniculi erwarten sollte, wo also der N. facialis, die Schädelwand durchbohrend, eine scharfe Biegung nach hinten macht. Bei *Ornithorhynchus* findet jene Biegung dicht hinter dem Foramen ovale statt, und die beiden Nervenzweige laufen von hier parallel nach vorn, dringen in das zu einem Kanal ausgebuchtete Foramen ovale und gehen medial von dem R. mandibularis trigemini nach vorn, bis der Ramus communicans cum nervo faciali 3 mm hinter dem Ganglion oticum sich mit der sympathischen Wurzel vereinigt.

Das Ganglion oticum wurde an seinem vorderen Ende verletzt, weshalb ich hier von ihm ausgehende Verbindungszweige nicht in wünschenswerther Menge herauspräpariren konnte. Leider war es daher auch nicht möglich, über das Endverhalten der facialen Beimengungen im Trigeminusgebiet zur vollen Klarheit zu gelangen; sicher aber konnte eine Verbindung derselben mit dem Nervus mylo-hyoideus ausgeschlossen werden. Der Nervus mylo-hyoideus ist bei *Ornithorhynchus*, wie auch bei *Echidna* und anderen Säugethieren, ein echter und reiner Trigeminus-Zweig, und die von G. Ruge [1]) aufgestellte Hypothese, dass der trigeminale N. mylo-hyoideus der über den Fischen stehenden Wirbelthiere seine Entstehung einer Facialis-Beimengung zum Trigeminus verdanke, wird durch die Präparation bei den Monotremen und anderen Säugethieren nicht bestätigt.

Möglicher Weise giebt es unter den vom Ganglion oticum ausgehenden Verbindungszweigen sensible aus dem N. trigeminus stammende Wurzeln des Ganglion oticum, aber sicherlich keine von diesem Nerven kommenden motorischen Wurzeln, und zwar aus dem Grunde, weil die sonst in dieser Rubrik angegebenen Nn. tensor veli palatini und pterygoideus internus bei *Ornithorhynchus* fehlen und der N. tensor tympani direct von dem Trigeminus kommt [2]). (Hinsichtlich dieser Trigeminusäste sowie hinsichtlich des N. pterygo-spinosus sei auf die weiter unten mitgetheilten Ausführungen verwiesen.)

b) Periphere Zweige des Ganglion oticum.

Von hinten nach vorn gezählt lösen sich folgende Nervenbündel von dem Ganglion oticum resp. dem Kopftheile des sympathischen Systems ab:

1) Vergl. Ruge, 1897, p. 268 f.

2) Es ist überhaupt hervorzuheben, dass diese drei in der Anatomie des Menschen und der höheren Säugethiere meist als Wurzeln und Aeste des Ganglion oticum angeführten motorischen Nerven eine wirkliche Zugehörigkeit zu dem Ganglion nicht besitzen, sondern dasselbe höchstens durchlaufen.

1. Ramus communicans cum Nervo tensore tympani. (Fig. 20 *rctt.*)

Dieser Zweig geht aus dem N. sympathicus cephalicus hervor und trifft den N. tensor. tympani gleich, nachdem dieser Nerv sich aus dem Ramus ventralis der Portio minor trigemini abgezweigt hat.

2. Rami communicantes cum Nervo submentali, N. mylo-hyoideo, N. pterygoideo externo et N. buccinatorio c. p. (Fig. 20 *rcsbme*, *rcmh*, *rcpteb.*)

Ein hinteres Bündel (*rcsbme*) dringt von der medialen Seite her in den N. submentalis ein und verliert sich zwischen den Fäden dieses sensiblen Nerven. Ein vorderes Bündel (*rcmh*') verbindet sich mit dem ganz benachbarten motorischen N. mylo-hyoideus, doch lösen sich die Fäden dieses Bündels wieder von dem N. mylo-hyoideus ab und gelangen, nach weiteren Excursen und nachdem sie noch einmal Verstärkung (*rcpteb*) aus dem sympathischen System gewonnen haben, zu den Nn. pterygoideus externus und buccinatorius.

3. Ramus communicans cum Nervo alveolari inferiori. (Fig. 20 *rcai.*)

Er geht zwischen den beiden Rr. communicantes cum N. mylo-hyoideo (*rcmh* und *rcpteb*) von dem Stamm des Sympathicus ab, kreuzt medial die motorische Abtheilung des N. mylo-hyoideus und gelangt zum Vorderrande des N. alveolaris inferior. Hier giebt er sein Nervenmaterial an einer Stelle ab, wo keine scharfe Grenze zwischen den Nn. alveolaris inferior und lingualis zu sehen ist.

4. Rami communicantes cum Nervo buccinatorio. (Fig. 20 *rcb.*)

Von dem unteren Rande des Ganglion oticum gehen zwei kurze Zweige ab, die zum N. buccinatorius gelangen.

5. Ramus communicans cum Nervo temporali profundo anteriori. (Fig. 20 *rctpa.*)

Begleitet von dem vorderen R. communicans ad N. buccinatorium läuft ein kurzer und feiner Faden zu dem N. temporalis profundus anterior.

6. Ramus communicans cum Ramo dorsali nervi mandibularis.

Von dem vorderen Ende des Ganglion oticum begiebt sich ein sehr kurzes Bündel in lateraler Richtung zu dem Ramus dorsalis nervi mandibularis und führt dem N. detrahens mandibulae und dem N. masseterico-temporalis sympathische Elemente zu.

I. Ramus anterior (motorius) s. masticatorius nervi mandibularis (Portio minor trigemini).

(Fig. 19, 20 *pmi V.*)

Wie schon erwähnt, giebt der aus der Portio minor trigemini stammende, motorische Ramus anterior s. masticatorius des 3. Trigeminus-Astes alle seine Zweige unmittelbar am vorderen Rande des Foramen ovale ab. Dieselben gruppiren sich in einen kleineren ventralen und einen grösseren dorsalen Complex, von denen jeder mit einem kurzen Hauptast (Nervenbündel) beginnt. Die Sonderung des R. masticatorius in diese beiden Hauptäste (Ram. ventralis s. medialis und Ram. dorsalis s. lateralis)[1] erfolgt bereits oberhalb (proximal) von der eben beschriebenen Vereinigung des Nervenstammes mit dem Nervus sympathicus. Beide Hauptäste divergiren in ihrem Verlaufe; der eine wendet sich nach hinten und medialwärts, der andere nach vorn und lateralwärts.

1) Es bedarf wohl kaum einer besonderen Erwähnung, dass die hier als Rami ventralis und dorsalis unterschiedenen Zweige nicht den ventralen und dorsalen Hauptästen der Kopf- und Rumpfnerven entsprechen, sondern nur Unterabtheilungen der ventralen Hauptäste darstellen.

Der hintere, mediale Ramus ventralis des Masticatorius (Fig. 20 *rv*) beginnt mit einem 2,4 mm langen Stamme, ehe es sich zu verästeln anfängt. Ausser einigen ihm vom sympathischen Nervensystem zugeführten Fäden enthält er die Wurzeln der Nn. mylohyoideus und tensor tympani, sowie wahrscheinlich auch noch den N. pterygo-spinosus (ob diesen constant oder zufällig, wage ich nicht zu entscheiden, weil ich diese Theile nur an einem Exemplare untersucht habe); ein N. pterygoideus internus dagegen geht *Ornithorhynchus* ab.

Der vordere, laterale Ramus dorsalis des Masticatorius (Fig. 20 *rd*) tritt als kurzer, aber kräftiger Stamm auf und enthält in sich die Nerven für die kräftigsten Kaumuskeln, d. h. die Nn. temporales, zygomatico-mandibularis, massetericus, pterygoideus externus und detrahens mandibulae. Von diesen gehen zwei Zweige als Fortsetzung der Portio minor erst unterhalb (distal von) der Vereinigung mit dem N. sympathicus ab; der grössere von diesen ist ein mit dem N. buccinatorius lose verknüpfter N. temporalis profundus anterior, welcher gleichfalls Fäden aus dem N. sympathicus empfangen hat, der kleinere ein N. pterygoideus externus, an den sich ebenso sympathische Fäden angeschlossen haben, welche mit den Nn. mylo-hyoideus und buccinatorius anastomosirten (s. oben p. 57 [353]).

A. Ramus ventralis s. medialis.

(Fig. 19, 20 *rv*.)

Obwohl dieser Ast von der vorderen Portion des dritten Trigeminusastes ausgeht, wendet er sich bald nach hinten (caudalwärts) und zieht in Folge dessen medial an dem mächtigen sensibeln Ramus inferior (Fig. 20 *rpV'''*) vorbei. Sein zuerst abgegebener Zweig ist der N. tensor tympani.

1. Nervus tensor tympani.

(Fig. 20 *ntt*.)

Dieser Nerv geht von dem Ram. ventralis bezw. N. mylohyoideus innerhalb des Canalis trigemini aus [1]). Er läuft, der medialen Fläche des N. mandibularis dicht angeschmiegt, nach hinten und wendet sich medial und vor dem Austritt der Chorda tympani aus der Paukenhöhle unter den Anulus tympanicus an dessen laterales Ende.

Der N. tensor tympani ist bei *Ornithorhynchus* entsprechend der kräftigen Ausbildung des Musc. tensor tympani verhältnissmässig gross, bei dieser Gattung vielleicht stärker als bei irgend einem anderen Säugethier (vergl. den myologischen Abschnitt p. 27 [323]). Er theilt sich ziemlich frühzeitig in zwei gleich dicke Zweige, welche rechtwinklig an die laterale Fläche des Muskels von der Seite herantreten, in der Mitte desselben eindringen und einen scharfen Bogen nach aussen machen, indem sie ihre feineren Verzweigungen in dem Muskel verbreiten.

2. Nervus pterygo-spinosus.

(Fig. 20 *npts*.)

Diesen Nerven führe ich an dieser Stelle nicht mit voller Sicherheit an. Da *Ornithorhynchus* einen, wenn auch in Degeneration befindlichen, so doch noch musculöse Elemente darbietenden Musc. pterygo-spinosus besitzt, so wird er auch des N. pterygo-spinosus nicht entbehren. Doch gab unser Präparat darüber keine volle Gewissheit. Ich bin jedoch geneigt, als N. pterygo-spinosus einen äusserst feinen Nerven anzu-

1) Bei den Placentaliern ist der N. tensor tympani mehr oder weniger direct mit dem N. pterygoideus internus verbunden. *Ornithorhynchus* führt in diese Nervengruppe noch den N. mylo-hyoideus ein und liefert damit einen Beitrag zur Erkenntniss der gegenseitigen Beziehungen der Mm. tensor tympani und mylo-hyoideus. Hinsichtlich des M. pterygoideus internus, der bei ihm fehlt, gewährt er uns dagegen keine Aufklärung. Des Weiteren sei auf den Nachtrag am Ende der Abhandlung verwiesen.

sprechen, welcher den Ramus ventralis ungefähr gleichzeitig mit dem N. tensor tympani verliess, aber nicht mit ihm in die Paukenhöhle eindrang, sondern zu dem ausserhalb derselben befindlichen, sehr rudimentären Muskel sich begab, den ich seiner sonstiger Beziehungen halber mit dem durch die Säugethierreihe bis hinauf zu dem Menschen anomal auftretenden M. pterygo-spinosus verglichen habe (siehe den myologischen Abschnitt p. 24—26 [320—322]).

Ob der Nerv sich wirklich mit den Muskelfasern des genannten Muskels verband, konnte wegen der vorgeschrittenen Rückbildung leider nicht mit Sicherheit entschieden werden.

(2a. Nervus tensor veli palatini.)

Ein dem N. tensor veli palatini der höheren Mammalia complet homologer Nerv scheint bei *Ornithorhynchus* nicht zu existiren. Doch ist sehr wohl daran zu denken, ob nicht der soeben beschriebene N. pterygo-spinosus als sein Vertreter bei unserem Monotremen angesehen werden kann. Zur Begründung dieses Vergleiches bedarf es indessen zunächst noch der völligen Sicherstellung der thatsächlichen Befunde (vergl. den myologischen Abschnitt p. 25 [321]).

(Nervus pterygoideus internus.)

Der bei den höheren Säugethieren so kräftige Nervus pterygoideus internus fehlt *Ornithorhynchus* ebenso wie sein Muskel spurlos (vergl. auch den myologischen Abschnitt, p. 20 [316]).

3. Nervus mylo-hyoideus.
(Fig. 11, 19, 20 *nmh.*)

Dieser ziemlich gut entwickelte Nerv bildet die eigentliche Fortsetzung des Ramus ventralis und ist, wie schon oben (p. 56 [352]) angegeben worden, ein echter Zweig des Nervus trigeminus. Er verläuft abwärts, um unmittelbar unterhalb des Foramen ovale sich mit dem sensibeln N. submentalis (*nsbme*) zu verbinden. Doch ist die Verbindung keine innige. Der N. mylo-hyoideus lehnt sich nur eine Strecke lang an den vorderen Rand des N. submentalis an, durch lockeres Bindegewebe lose mit ihm verknüpft, und verlässt diesen Nerven alsbald wieder. Er schlägt danach eine mediale Richtung ein und theilt sich bald in drei Endzweige, welche für die Mm. mylo-hyoideus, depressor mandibulae anterior und tympanico-hyoideus bestimmt sind.

a) Ramus mylo-hyoideus s. str. (Fig. 10, 11 *nmh.*)

Dieser stärkste Zweig des N. mylo-hyoideus wendet sich nach vorn (rostralwärts) und verläuft, dicht an die ventrale Fläche des Musc. mylo-hyoideus angedrückt, in dieser Richtung, wobei er die Fasern seines Muskels kreuzt. Auf diesem Wege giebt er in dessen ventrale Aussenfläche eintretende, innervirende Zweige ab.

b) Ramus depressor mandibulae anterior. (Fig. 11 *ndma.*)

Er repräsentirt einen etwas schwächeren Zweig und wendet sich nach der Abzweigung von dem N. mylo-hyoideus nach hinten und namentlich innen (caudal-medialwärts). Nachdem er einen feinen Zweig an die hinteren Bündel des M. mylo-hyoideus abgegeben hat, versorgt er den M. depressor mandibulae anterior (*mdma*) mit Zweigen, die von der dorsalen Innenseite in den Muskel eindringen.

c) Ramus tympanico-hyoideus. (Fig. 11 *nth.*)

Der hintere, schwächste Endzweig des N. mylo-hyoideus s. lat. Er verläuft ähnlich dem N. depressor mandibulae anterior nach innen und hinten, wobei er aber die letztere Richtung mehr als dieser Nerv bevorzugt. Er dringt, wie der Ramus mylo-hyoideus s. str., in die ventrale Aussenseite seines Muskels.

B. Ramus dorsalis s. lateralis.

(Fig. 19, 20 *rd.*)

Als der stärkere von den beiden Aesten der Portio minor verlässt dieser Nerv seinen Stamm schon, bevor derselbe aus dem Schädel ausgetreten ist, und begiebt sich, nachdem er zugleich, wie oben beschrieben worden, sympathische Fäden empfangen hat, dorsalwärts, wobei er sich um den vorderen Rand des sensibeln Ramus posterior mandibularis wendet und sich rasch in periphere Aeste auflöst, die zum Theil an der Lateralseite des genannten sensibeln Hauptastes weiter verlaufen. Der am meisten ventral gelegene und zugleich zuerst abgegebene Ast ist der N. temporalis profundus anterior.

4. Nervus temporalis profundus anterior.

(Taf. LIII + LIV, Fig. 19. 20, u. Taf. LV + LVI, Fig. 26 *ntpa.*)

Dieser Nerv geht, von dem N. buccinatorius (Fig. 20 *nb*) und der kleineren Wurzel des N. masseterico-temporalis begleitet, von dem Stamme des R. dorsalis aus. Nachdem er einen sympathischen Faden (*rctpa*) empfangen hat, läuft er in der Richtung nach vorn eine beträchtliche Strecke Seite an Seite mit dem N. buccinatorius, mit welchem er vermittelst Bindegewebes verbunden ist, wodurch beide einen einheitlichen Nervenstamm vortäuschen können. Doch sind sie leicht zu trennen.

Schon bei seinem Austritt aus dem Foramen ovale giebt der N. temporalis profundus anterior mehrere kleine Fäden ab, die für die Pars sphenoidalis des Caput anterius musc. temporalis (Fig. 26 *pscat*) bestimmt sind. Seine Endzweige dringen aber in die Orbitalportion (Fig. 26 *pocat*) des vorderen Temporaliskopfes von unten und von der medialen Seite her ein und innerviren dieselbe zum grösseren Theile, aber nicht allein, denn es giebt noch einen anderen vom N. temporalis profundus medius abgehenden Nerven (Fig. 26 *ntpmo*), der, von hinten kommend, sich in der Pars orbitalis ausbreitet. Dieser Nerv soll weiter unten (sub N. temporalis profundus medius, p. 62 [558]) noch Erwähnung finden. Da er fein ist, dürfte der viel stärkere N. temporalis profundus anterior als Hauptnerv des Caput anterius musc. temporalis anzusehen sein.

5. Nervus pterygoideus externus.

(Fig. 19, 20, 26 *npte.*)

Der N. pterygoideus externus tritt hinter dem N. masseterico-temporalis als kurzer Stamm aus der Portio minor hervor, löst sich von dem Verbande mit den Nn. buccinatorius und temporalis profundus anterior ab, geht medialwärts um die ventrale Wurzel des N. detrahens mandibulae (Fig. 20) und läuft in der Richtung nach aussen und nach unten, wobei er sich in viele, beinahe gleich starke Zweige theilt, welche an verschiedenen Stellen in den ventralen Theil des Musculus pterygoideus externus eindringen.

6 + 7. Ramus pro musc. masseterico-temporali et detrahenti mandibulae.

(Fig. 19, 20, 26 *rmtdm.*)

Dieser weitaus kräftigste Ast des Ramus dorsalis ist sehr kurz. Er wendet sich nach aussen und dorsalwärts, dringt durch ein besonderes, in der lateralen Wand des Canalis trigemini befindliches Loch aus dem Schädel heraus[1]) und spaltet sich sofort, nachdem er das Planum infratemporale erreicht hat, in seine beiden Endäste, den N. detrahens mandibulae und den N. masseterico-temporalis.

---

1) Dies konnte ich bei 2 Thieren, einem männlichen und einem weiblichen, constatiren.

6. Nervus detrahens mandibulae.
(Fig. 11, 19, 20, 26 *ndm.*)

Der N. detrahens mandibulae entspringt eigentlich mit zwei Wurzeln (Fig. 20), von welchen nur die hintere den am frühesten abgegebenen Zweig des Ramus pro musc. masseterico-temporali et detrahenti mandibulae repräsentirt. Die vordere Wurzel dagegen löst sich von dem N. buccinatorius ab (s. unten, p. 67 [363]).

Der Nerv wendet sich plötzlich nach hinten (Fig. 20), kreuzt dorsalwärts den N. pterygoideus externus und verläuft in der eingeschlagenen Richtung lateral vom sensiblen Hauptstamm des Ramus mandibularis trigemini caudal weiter, wobei er dicht an die äussere Fläche der lateralen Randleiste des Foramen ovale angedrückt ist [1]). Er verbleibt unverzweigt, bis er die Aussenseite des Processus mastoides erreicht hat, biegt dann im scharfen Bogen nach aussen und nach vorne (lateral-rostralwärts) und giebt unter plötzlicher Auflösung eine Menge Zweige an den M. detrahens mandibulae ab. Er dringt in seinen Muskel von der medio-ventralen Seite hinein. Dorsal von ihm liegt der M. pterygoideus externus, lateral der Unterkiefer.

Der N. detrahens mandibulae ist, wie schon im myologischen Abschnitte bei *Ornithorhynchus* (p. 18 [314], Anm. 1) und *Echidna* (p. 39 [335], Anm. 1) hervorgehoben wurde, ein echter und ausschliesslicher Zweig des Ramus dorsalis nervi mandibularis trigemini, dem nirgends', durch welche Anastomose auch, motorische Facialis-Elemente zugeführt werden. Sein Muskel gehört daher auch ausschliesslich in das Trigeminus-Gebiet und hat nichts mit dem ihm äusserlich ähnlichen, aber ganz anders (d. h. vom N. facialis) innervirten Musc. digastricus s. depressor mandibulae posterior der übrigen Säugethiere (und der bisher darauf untersuchten Wirbelthiere) überhaupt zu thun.

Der eigenartige, meist nach hinten gewendete Verlauf des vorn entspringenden Nervus detrahens mandibulae erzählt von eigenartigen, caudalwärts gegangenen Verschiebungen des Musc. detrahens mandibulae und des Kieferapparates der Monotremen, welche Verschiebungen auch noch durch andere Momente gestützt werden. Damit combinirte sich wohl secundär — bogenförmiger Endverlauf des Nerven! — eine später eingetretene partielle Vorwärtswanderung des Muskels in rostraler Richtung.

7. Nervus masseterico-temporalis.
(Fig. 19, 20, 26 *nmt.*)

Der verhältnissmässig kräftige Nerv empfängt zwei Wurzeln (Fig. 20). Ausser der mächtigeren rein motorischen Wurzel, welche die Fortsetzung des oben beschriebenen Hauptstammes repräsentirt, bekommt er nämlich durch Vermittelung des N. temporalis profundus anterior auch eine schwächere Wurzel, deren gemischte Natur zunächst nicht ganz auszuschliessen ist, da der N. temporalis profundus anterior mit dem N. buccinatorius in Berührung steht. Wahrscheinlicher ist jedoch, dass der N. temporalis profundus anterior dem N. masseterico-temporalis rein motorische Fasern zuführt, denn der letztere giebt sofort, nachdem er die schwächere Wurzel aus dem N. temporalis prof. ant. empfangen hat, einen N. temporalis profundus (Fig. 26 *ntpm*) ab, welcher zum Theil auch Fasern für das Caput anterius musc. temporalis enthält (näheres s. unten bei dem N. temporalis profundus medius p. 62 [358]).

Falls dieses der Fall wäre, so würde der N. temporalis profundus anterior nicht nur der Hauptnerv, sondern sogar der einzige Nerv des Caput anterius musc. temporalis sein. Doch ist bei dem

1) Bei dem weiblichen Exemplare war an der äusseren Fläche der lateralen Wand des Canalis trigemini eine seichte Rinne für den N. detrahens mandibulue ausgebildet, bei dem männlichen Thiere stand dagegen eine tiefe Rinne an der inneren Fläche derselben Wand dem Nerven zur Verfügung. Er drang von aussen her, gleich nachdem er seinen Stamm verlassen hatte, durch ein in der oft genannten Wand befindliches Loch wieder in den Canalis trigemini hinein und ging dann nochmals durch einen Ausschnitt in der hinteren Ecke desselben Kanales heraus.

jetzigen Stande meiner Kenntnis die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der Orbitaltheil des genannten Temporalis-Kopfes eine doppelte Innervation erhält. *Echidna* giebt in höherem Grade als *Ornithorhynchus* Anlass zu einer derartigen Vermuthung. Aber auch in Bezug auf *Ornithorhynchus* kann Folgendes zur Beleuchtung dieser Detailfrage angeführt werden.

Bei dem männlichen *Ornithorhynchus* sah ich ein kleines, separat inserirendes Zwischenbündel zwischen dem vorderen und mittleren Kopf des M. temporalis eingeschaltet, dessen Ursprung mit dem des Cap. anterius verschmolzen war. Ein aus dem N. temporalis profundus medius entspringender Nervenzweig schien, indem er lateralwärts um die sehnige Verbindungwand des Cap. anterius und Cap. medium verlief, dieses Uebergangsbündel aufzusuchen und zu versorgen.

Der ungemein kurze Stamm des N. masseterico-temporalis dringt zwischen die Bündel des M. pterygoideus externus ein, sie nur durchsetzend, und sendet bald seinen ersten Ast, den N. temporalis profundus medius, ab.

a) Nervus temporalis profundus medius. (Fig. 19, 26 *ntpm.*)

Dieser Nerv begiebt sich zu der Grenzgegend der Capita anterius und medium des M. temporalis. Auf seinem Weg verläuft er zuerst durch die, in dem M. pterygoideus externus befindliche Spalte und gelangt somit zwischen die Temporalmuskeln und den Schädel. Hier vertheilt er seine Endzweige in die beiden genannten Temporalisköpfe, wobei er vorzugsweise den vorderen Theil des Cap. medium versorgt. Der schwächere Endast, der für die Pars orbitalis des Cap. anterius bestimmt ist, wird früher abgegeben und ist in den Figg. 19 und 26 mit *ntpmo* bezeichnet. Dass der Hauptzweig mit dem N. temporalis profundus posterior anastomosirt, zeigt Fig. 19, wie es auch in der Fig. 26 durch Punktirung angedeutet ist.

b) N. temporalis profundus posterior. (Fig. 19, 26 *ntpp.*)

Wenn der N. masseterico-temporalis die Mitte des M. pterygoideus externus erreicht hat, sendet er einen noch kräftigeren Zweig als den N. temporalis profundus medius ab. Derselbe mag N. temporalis profundus posterior heissen, obschon er seine meisten Aeste dem mittleren Kopfe des M. temporalis zuführt. Nur der hinterste tieflaufende Ast versorgt den vom Mastoid kommenden hinteren Kopf. Ausserdem bekommt der vorderste von den Aesten des N. temporalis profundus posterior eine Anastomose aus dem N. temporalis profundus medius, wie schon oben mitgetheilt wurde. Dieser Nerv dringt, wie der vorige, von der medialen Seite her in seine Muskeltheile ein.

Die hier in drei Gruppen oder Aeste gesammelten Temporalnerven entsprechen also nicht genau jeder für sich je einer Abtheilung des Musc. temporalis. Sie deuten gewiss auf eine Sonderung des M. temporalis in einzelne Theile, zeigen aber auch dabei, dass diese Sonderung noch nicht ganz durchgeführt ist. Das Vorhandensein von Verbindungszweigen zwischen den Nerven entspricht dem Zusammenhange zwischen den Theilen des M. temporalis. Das neurologische Bild der Temporalis-Gruppe stimmt also genau mit dem myologischen Bilde dieser Gruppe überein. Der Umstand, dass die Nn. temporales profundi medius und posterior mit dem N. massetericus zu einem Stamm vereint sind, weist auf die nahe Verwandtschaft hin, welche zwischen den respektiven Muskeln existirt (vergl. auch die weiter unten bei dem N. massetericus gegebenen Ausführungen).

c) Nervus suprazygomatico-massetericus. (Fig. 19 *nszm.*)

Durch die im Ursprungstheile des Musc. pterygoideus externus befindliche Spalte (Fig. 26) verlaufend, sendet der N. masseterico-temporalis ausser den bereits erwähnten Nn. temporales profundi medius

und posterior seinen, im Verhältniss zu den früher abgegebenen Zweigen, etwas stärkeren Endast, den N. suprazygomatico-massetericus, ab. Dieser Nerv wendet sich rasch nach aussen, giebt, ehe er an das Niveau des dorsalen Mandibularrandes gekommen ist, einen Zweig, den N. zygomatico-mandibularis (Fig. 3, 19, 26 *nzm*), ab und setzt seinen ferneren Verlauf als N. massetericus (Fig. 3, 19, 26 *nm*) fort.

Der N. suprazygomatico-massetericus repräsentirt also den Stamm des N. massetericus.

α) Nervus zygomatico-mandibularis (N. suprazygomaticus). (Fig. 3, 19, 26 *nzm.*)

Dieser Zweig des N. suprazygomatico-massetericus wendet sich nach oben und aussen (dorsal- und lateralwärts), dringt in die Spalte zwischen den beiden Portionen des M. zygomatico-mandibularis hinein und löst sich in peripherische Zweige auf, die für die genannten Muskelportionen bestimmt sind.

Bei dem weiblichen Exemplar von *Ornithorhynchus* (a im Materialverzeichniss) theilte sich der Nerv in drei Endäste. Zwei zuerst abgegebene, verhältnissmässig gröbere Zweige gingen lateral- und caudalwärts, um von der medialen Seite her sich in die grössere Portio posterior m. zygomatico-mandibularis einzusenken. Der sehr feine Endast wendete sich medialwärts, um die kleine Portio anterior (d. i. die P. suprazygomatica, Allen), welche bei *Ornithorhynchus* einen Adnex des M. temporalis bildete (s. im myologischen Abschnitt p. 14 [310]), von der lateralen Seite her zu versorgen.

Bei dem männlichen *Ornithorhynchus* (b im Materialverzeichniss) waren nur zwei Endäste des N. zygomatico-mandibularis vorhanden. Der gröbere Ast begab sich zu der Portio posterior, der feinere zu der P. anterior. Jedoch verliess noch ein schwacher Nervenzweig (wohl auch ein N. zygomatico-mandibularis) beinahe gleichzeitig mit dem beschriebenen den Stamm des N. suprazygomatico-massetericus. Er begab sich zu der P. posterior.

Ausserdem ist nicht zu übersehen, dass noch ein wenig weiter rostralwärts der N. massetericus noch einen ganz feinen Ast bei den beiden Exemplaren zu den äussersten Bündeln der P. posterior abgab.

Die hauptsächliche Innervation der letzterwähnten Muskelabtheilung fand jedoch durch die Nn. zygomatico-mandibulares bei den beiden Exemplaren von *Ornithorhynchus* statt. Deshalb fasse ich die fragliche Muskelabtheilung als eine hintere Portion des M. zygomatico-mandibularis auf, obschon bei ihr, besonders bei dem männlichen Exemplar von *Ornithorhynchus*, eine gewisse Masseter-Natur sich nicht verleugnet.

Um über die Frage, welcher von den beiden oben beschriebenen Innervationsformen der in Frage stehenden Muskeltheile bei *Ornithorhynchus* primitivere Natur zuzuerkennen ist, ein sicheres Urtheil zu gewinnen, wäre eine genaue Kenntniss der Innervationsverhältnisse der entsprechenden Theile auch bei den höheren Mammalia erforderlich. Eine solche Kenntniss ist aber aus der jetzigen Literatur leider nicht zu verschaffen.

Ich will hier einige eigene Beobachtungen über die Innervation der fraglichen Muskeln bei *Talpa europaea* beifügen:

Der Stamm des N. suprazygomatico-massetericus giebt mehrere Zweige für die Portio anterior und mehrere für die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis ab. Von den letzteren Nervenzweigen dringt einer durch die P. posterior musc. zygomatico-mandibularis und endet in dem M. masseter. Er ist für diese beiden Theile der Masseterico-temporalis-Gruppe gemeinsam. Ausserdem bekommt der M. masseter seine Hauptzweige aus dem stärkeren N. massetericus selbst. Auf die von Toldt mitgetheilten Innervationsbefunde dieser Muskeln bei *Hystrix cristata* (vergl. p. 15 [311] in dem myologischen Abschnitte) verweise ich auch in diesem Zusammenhange.

Soweit man aus diesen einzelnen Fällen schliessen kann, tendirt die Phylogenese zum engeren Anschlusse der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis an den M. masseter. Danach würde der bei dem weiblichen Exemplare von *Ornithorhynchus* beobachtete Innervationsmodus von primitiverer Natur sein, als der bei dem männlichen Thier gefundene. Doch bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

β) Nervus massetericus. (Fig. 2, 3, 4 *nm.*)

Dieser Ast bildet den Gipfel des N. suprazygomatico-massetericus, zieht in der Richtung nach aussen an dem vorderen Rande der Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis vorbei und löst sich beinahe auf einmal in drei peripherische Zweige auf, die lateral von dem Unterkiefer sich in dem Musc. masseter ausbreiten. Dass ein feines Aestchen auch einige von den äussersten extrajugal entspringenden Bündeln der Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis innervirt, wurde bereits oben (s. vorhergehende Seite) erwähnt. Dieses feine Aestchen geht von einem Zweige ab, der ventral- und caudalwärts zu dem hinteren Theil des M. masseter oder zu dem Gebiete verläuft, wo der M. masseter mit der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis verwachsen ist.

Dieser hintere Zweig des N. massetericus ist bei höheren Mammalia häufig gut entwickelt. Er zieht durch die Spalte zwischen den beiden sogenannten Masseterschichten der Autoren und sendet seine Endzweige zu ihnen, die meisten aber zu der vorderen Schicht, die nach hinten am Angulus mandibulae oft eine ausgedehnte Anheftungsfläche besitzt.

Der kräftigste Zweig zieht nach vorn (Fig. 2, 3 *nm*) durch die Spalte, die zwischen den beiden Laminae existirt. Er löst sich bald in drei Endästchen auf, von denen das am frühesten abgegebene sich lateral- und ventralwärts wendet, um den am meisten ventral reichenden Insertionstheil des Muskels zu versorgen [1]), während die beiden übrigen nach vorn (Fig. 2) verlaufen. Das schwächere Aestchen von diesen durchsetzt die innerhalb des Jochbogens entspringende Bündelreihe, die Lamina medialis, und vertheilt sich da. Das kräftigere Aestchen geht durch die Spalte zwischen den Laminae medialis und lateralis und verbleibt eine lange Strecke unverästelt, um erst relativ spät den rostral entspringenden Theil der Lamina lateralis des M. masseter mit innervirenden Zweigen zu durchsetzen. Dieser letztgenannte äussere Nervenast sendet ausserdem einen Verbindungszweig zu dem inneren Aestchen, so dass kein Zweifel bestehen kann, dass beide Laminae gleichwerthige Derivate des Musc. masseter sind. Die Lamina medialis, obwohl sie mediale Lage besitzt, hat nichts mit denjenigen medialen Bündeln zu thun, welche sich hinter dem Nervus massetericus befinden.

Bei höheren Mammalia ist dieser vordere Ast des Nervus massetericus häufig klein, was mit der schwachen Entfaltung des Musc. masseter nach vorn zusammenhängt. Bei kräftig ausgebildetem vorderen Theile dieses Muskels (wie ihn z. B. die Nagethiere besitzen) ist auch der vordere Zweig des N. massetericus gut entwickelt.

II. Ramus posterior (sensibilis) nervi mandibularis.

(Fig. 20 *rpV'''*.)

Diese sensible Wurzel des dritten Trigeminus-Astes ist bei *Ornithorhynchus* 5,5 mm breit, bei diesem Thiere also im Verhältniss zur motorischen Wurzel von ungewöhnlicher Mächtigkeit. Sie ist bei *Ornithorhynchus* wohl kräftiger als bei irgend einem anderen Säugethier entfaltet.

Innerhalb des Canalis trigemini bildet sie einen seitlich abgeplatteten, einheitlichen Stamm. Doch zeigt derselbe schon hier eine Andeutung zur Theilung in 3 ungleich grosse Aeste, welche feine Fäden von dem sympathischen System erhalten (s. oben p. 57 [353]). Die Theilung wird jedoch erst ausserhalb des Schädels vollendet und ist sehr einfach und eigenartig. Die 5 Aeste liegen in eine Reihe geordnet (Fig. 20) und repräsentiren, von hinten (caudal) nach vorn (rostralwärts) gezählt, die Nervi auriculo-temporalis (*nat*), submentalis (*nsbme*), alveolaris inferior (*nai*), lingualis (*nl*) und buccinatorius (*nb*).

Die folgende Beschreibung beginnt mit dem hintersten Nervenast und endet mit dem vordersten.

---

1) Auch dieser Ast ist bei höheren Mammalia meistens gut ausgebildet.

1. Nervus auriculo-temporalis.
(Fig. 10, 11, 19, 20 *nat.*)

Dieser Nerv bildet den am meisten caudalen Nervenast und verlässt den Hauptstamm zuerst 5 mm unterhalb des Foramen ovale. Er entsteht als einfacher, 1,3 mm breiter Stamm (Fig. 20) und nicht, wie dies gewöhnlich bei den höheren Mammalia der Fall ist, mit zwei Wurzeln. Zuerst geht er in derselben Richtung wie der grosse Hauptstamm des Ramus inferior, d. h. nach vorn (rostralwärts), wendet sich aber bald schwach nach aussen (lateralwärts), wobei er dem Medialrand des Musc. detrahens mandibulae folgt. An der Stelle der Richtungsänderung giebt er einen 0,3 mm starken Zweig (Fig. 10, 11 *rtnat*) ab, welcher sich nach aussen, quer über die ventro-laterale Fläche des M. detrahens mandibulae begiebt und mit zwei Zweigen, dem Ramus auricularis anterior und dem Ramus temporalis, vor dem Meatus auditorius externus über die Musculi masseter und temporalis nach oben (dorsalwärts) zur Haut in der Ohren- und hinteren Augengegend verläuft, wo er sich verästelt. Der Haupttheil des N. auriculo-temporalis setzt als ca. 1,2 mm dicker Ramus malaris (Fig. 10, 11 *rmnat*) die einmal eingeschlagene Richtung fort, indem er lateral von der Ursprungssehne des vorderen Musc. depressor mandibulae, zwischen diesem und der Backentasche, parallel zu einem Zweige des Nervus facialis, von welchem er einen schwachen oberflächlichen Ramus communicans cum N. faciali bekommt, verläuft; seine zahlreichen Endzweige verbreiten sich in der Haut der ventralen Hälfte der Lippenkappe, der Unterlippe und des Gesichtes in der Gegend des Mundwinkels.

Durch die Existenz des kräftigen Ramus malaris, welcher dem Menschen vollkommen fehlt, weicht der N. auriculo-temporalis von *Ornithorhynchus* und, wie hier gleich bemerkt werden soll, von *Echidna* und einer grossen Anzahl von niederen Säugethieren erheblich von dem gleichnamigen Nerven der menschlichen Anatomie ab. So kräftig entwickelt wie bei *Ornithorhynchus* tritt er jedoch wohl bei keinem anderen Säugethier auf.

2. Nervus submentalis.
(Fig. 10, 11, 19, 20 *nsbme.*)

Dieser Ast des sensibeln unteren Hauptastes des Nervus mandibularis geht erst 8 mm unterhalb des Foramen ovale von dem hier 4 mm breiten Ramus posterior ab, obwohl seine Trennung schon innerhalb des Canalis trigemini vorbereitet war. Er liegt in der Reihe der Componenten des R. posterior zwischen den Nervi auriculo-temporalis und alveolaris inferior. Durch seine Breite von beinahe 1,5 mm übertrifft er den N. auriculo-temporalis an Stärke.

Wie oben (p. 59 [355]) beschrieben, tritt der motorische Nervus mylo-hyoideus (*nmh*) zu ihm in Beziehung, indem er sich ihm eine Strecke lang anlagert, um ihn danach wieder zu verlassen. Zu einer festeren Verbindung oder gar zu einem Faseraustausch kommt es hierbei nicht.

Aehnlich dem Ramus malaris des Nervus auriculo-temporalis (*rmnat*) verläuft der N. submentalis (*nsbme*) in der Gegend des Unterkiefers nach vorn, aber nicht ganz so oberflächlich wie dieser, indem er in seinem hinteren Bereiche von dem Musc. depressor mandibulae anterior gedeckt wird. Er ist auch etwas kräftiger als der Ram. malaris. Bei *Ornithorhynchus* ist er erheblich stärker als bei *Echidna*. Er folgt getreu dem unteren (ventralen) Rande der Lateralseite des Unterkiefers und breitet sich, besengleich in zahlreiche Endzweige zerfallend, in der Haut der Unterlippe und der Gegend der Symphysis menti aus; ein Zweig geht zur Haut hinter der Symphyse zwischen den beiden Hälften des Unterkiefers und zum mittleren Theil der ventralen Lippenkappe.

Der Art seiner Verbreitung nach zeigt somit der Nervus submentalis viel Aehnlichkeit mit dem mehr lateral und dorsal verlaufenden Ramus malaris n. auriculo-temporalis (s. oben), und man

kann hinzufügen: beide täuschen ausserhalb des Canalis mandibulae verlaufende Zweige des N. alveolaris inferior vor (s. unten).

Die Zusammengehörigkeit dieser Kinn- und Unterlippen-Zweige hebt schon MECKEL [1]) hervor.

Obwohl der N. submentalis beim Menschen nur in der Form von ganz feinen Zweigen vorkommt, die sich von dem N. mylo-hyoideus ablösen [vergl. hierüber die Handbücher von HENLE [2]) und GEGENBAUR [3])], besitzt er bei Säugethieren oft beträchtliche Grösse. ELLENBERGER und BAUM [4]) erwähnen ihn kurz beim Pferde als Versorger der Haut des Kinnes mit sensiblen Nervenzweigen. Ich habe ihn auch bei *Equus Burchelli* kräftig entwickelt gesehen, jedoch nicht von der relativen Grösse, die er bei Edentaten und Insectivoren besitzt, bei welchen Thieren er stärker als der N. mylo-hyoideus ist. Von allen Säugethieren besitzt wohl *Ornithorhynchus* den kräftigsten N. submentalis.

3. Nervus alveolaris inferior.

(Fig. 11, 19, 20 *nai.*)

Der Nervus alveolaris inferior ist der stärkste Ast des Ramus inferior mandibularis und verläuft im Ganzen tiefer als die beiden vorgenannten Nerven.

Seine Wurzel bildet innerhalb des Canalis trigemini (Fig. 20) eine ganz dichte einheitliche Masse, welche in der Reihe der sensibeln Bündel vor den Wurzeln der Nn. submentalis und auriculo-temporalis steht und sie, wie schon gesagt, an Stärke übertrifft. Ausserdem bekommt sie noch an ihrem vorderen Rande Verstärkungen durch den N. lingualis und den Sympathicus (*rcai*).

Anfangs noch mit dem N. lingualis (*nl*) verbunden, sondert sich der N. alveolaris inferior gleich bei seinem Austritte aus dem Foramen ovale von diesem Nerven und verläuft nun in der gleichen Richtung wie der Hauptstamm, der Ramus inferior mandibularis, weiter. Er kann selbst als die directe Fortsetzung desselben betrachtet werden, denn nach Abgabe der zuvor aufgezählten Aeste hat derselbe wohl an Dicke, aber nur wenig an Breite abgenommen: der N. alveolaris inferior ist bei seinem Eintritt in den Canalis mandibulae noch 3,5 mm breit.

Hier theilt er sich in Zweige, den Ramus labialis und R. mentalis.

a) Ramus labialis. (Fig. 10, 11 *rlnai.*)

Dieser repräsentirt den etwas kleineren äusseren Zweig, tritt bald durch das Foramen mandibulare medium (BRÜHL) [5]) aus dem Kieferkanal heraus und verläuft danach längs des lateralen Randes des Unterkiefers zur Unterlippe, wobei er derselben einen grösseren oberen und einen kleineren unteren Zweig zusendet. Ersterer versorgt vorwiegend die Schleimhaut, letzterer die äussere Haut der lateralen Hälfte der Unterlippe.

b) Ramus mentalis. (Fig. 11 *rmnai.*)

Dieser, nach Abgabe des Ramus labialis überbleibende grössere Theil des N. alveolaris inferior verläuft zunächst noch im Mandibularkanal, durchsetzt ihn nahezu in seiner ganzen Länge und trittt dann

1) MECKEL, 1826, p. 35: „Antequam maxillae inferioris canalem intrat, in duos dividitur ramos. Horum posterior" (der N. mylo-hyoideus), „longe minor, inferior, superficialis maxillae inferioris marginem inferiorem tegens mylo-hyoideo surculum dat et denuo bifariam divisus, fere totus in labii inferioris parte media et posteriore absumitur. Anterior, ramus" (der N. alveolaris inferior) „fere totus, primo ramulum haud crassum lingualem edit" (den N. lingualis). „Hic mylohyoideo surculum anteriorem dat, dein, trajectis fibris hujus musculi, inter ipsum, genioglossum et hyoglossum, nullis ramis emissis, ad linguae membranam tendit. Dein canalem maxillarem intrat, et in nervum maxillarem inferiorem crassissimum mutatur. Pars ipsius nonnihil minor, posterior" (der Ramus labialis) „foramine magno, in facie externa maxillae ante dentes molares posito, exit et in labium inferius penetrat. Vix egressus in ramum superiorem, majorem, inferiorem, minorem dividitur. Ille ad partem labii inferioris superiorem, buccalem, hic inferiorem, cutaneam tendit. Reliqua pars nervi" (der Ramus mentalis n. alveol. inferioris), „eaque major, emenso toto canali maxillari, per foramen mentale exit, labii extremo antico prospiciens."

2) HENLE, 3. Bd. 1871, p. 395 f.

3) GEGENBAUR, 1895—1896, p. 466.

4) ELLENBERGER und BAUM, 1900, p. 800.

5) Siehe BRÜHL, 1891, Taf. XIII, Fig. 2 *f, mdb, m.* Von MECKEL, l. c. Tab. VII, Fig. XII als Foramen inframaxillare medium bezeichnet.

durch die vorn gelegenen Foramina mandibularia anteriora ventrale (Fig. 32 *fmav*) und dorsale (Fig. 31 *fmad*) heraus, um den mittleren Theil des vorderen Randes der Unterlippe mit cutanen und mucösen Zweigen zu versorgen.

Während des Verlaufes im Canalis mandibularis giebt er (und wahrscheinlich auch der Ramus labialis) Nervenfasern an den Unterkiefer ab; doch wurden diese nicht genauer präparirt.

4. Nervus lingualis.
(Fig. 11, 19, 20 *nl.*)

Der Nervus lingualis tritt, wie schon angegeben, zusammen mit dem N. alveolaris inferior aus dem Foramen ovale, wobei er mit dem vorderen Rande dieses Nerven verwachsen ist. Er repräsentirt im Vergleich zu dem N. alveolaris inferior einen ziemlich unbedeutenden Nerven von ca. 1 mm Breite. Nach dem Austritt aus dem Foramen ovale trennt er sich von seinem Nachbar und verläuft nun in der Richtung nach vorn, anfangs der ventrolateralen Fläche des M. mylo-hyoideus folgend.

Etwas vor dem stärksten Bündel des M. mylo-hyoideus, das vom Processus mylo-hyoideus (coronoideus internus [Brühl]) entspringt, empfängt der N. lingualis die vom N. facialis abstammende Chorda tympani, nachdem diese die Paukenhöhle durchlaufen hat, und verschmilzt mit ihr. Hierauf durchbohrt er mit seinem Hauptstamm den Musc. mylo-hyoideus gleich vor der vorderen Wand des Foramen mandibulare und setzt dann seinen Lauf dorso-medial vom Muskel fort, zwischen ihm und den Musculi genio-glossus und hyoglossus, ohne aber irgend einem dieser drei Muskeln Zweige zu geben. Unmittelbar vor der angegebenen Durchtrittsstelle durch den M. mylo-hyoideus sendet er aber den N. submaxillaris ab, welcher sich längs des Ductus submaxillaris s. Whartonianus zur Glandula submaxillaris begiebt. Der Hauptnerv strebt zur Schleimhaut der Zunge.

5. Nervus buccinatorius.
(Fig. 10, 11, 13, 19, 20 *nb.*)

Dicht vor dem Austritte des Ramus inferior aus dem Foramen ovale giebt derselbe zwei Wurzeln für den N. buccinatorius ab. Sie gehen von der lateralen Seite dieses unteren Hauptastes des N. mandibularis aus und empfangen von dessen drei grösseren Aesten Fäden: die hintere Wurzel von der Basis des N. auriculo-temporalis und von dem N. submentalis, die vordere von den Entstehungsbündeln des N. alveolaris inferior.

Obwohl der N. buccinatorius lediglich aus der sensibeln Portion des N. mandibularis (Ramus tertius) trigemini stammt, schliesst er sich doch gleich hinter dem separat entspringenden N. temporalis profundus anterior, zwischen diesem und dem N. pterygoideus externus, dem motorischen Ramus dorsalis des N. masticatorius trigemini an.

Er verläuft nach vorn zugleich mit dem eben erwähnten Temporalnerven, wendet sich nach aussen, durchbohrt die Orbitalportion des M. temporalis (Fig. 13) in der Nähe ihrer Insertion, geht an dem vorderen Rand des M. masseter vorbei, und erreicht so die Wand der Backentasche (Fig. 10 u. 11), wo er sich ausbreitet und auch Nervenfäden an die Glandulae buccales entsendet.

Rückblick auf den Nervus trigeminus.

In hohem Grade überraschend sind die gewaltigen Dimensionen, die der N. trigeminus im Verhältniss zu den übrigen Cerebralnerven zeigt. Meckel hält dafür, dass dieser Nerv sich an Mächtigkeit mit allen Cerebralnerven zusammen, ja, mit beinahe dem ganzen peripherischen Nervensystem messen

kann [1]), und OWEN [2]) findet mit Recht, dass *Ornithorhynchus* hinsichtlich der relativen Grösse seines Trigeminus alle anderen Thiere übertrifft. An dieser grossartigen Entwickelung nimmt die sensible Wurzel, die Portio major, den Hauptantheil.

Die peripherische Verbreitung des Trigeminus zeigt, dass es die Haut des Gesichtes und besonders die des Schnabels und der Lippen ist, welche die meisten innervirenden Fasern empfängt. Hierher streben Zweige aus dem Ramus primus und Ram. secundus trigemini und hierher sendet, wie zuvor beschrieben worden, auch der Ramus tertius durch seinen Ramus inferior seine kräftigsten Zweige. Diese letzteren waren, von hinten nach vorn gezählt, die Nervi resp. Rami malaris n. auriculotemporalis, submentalis, labialis und mentalis n. alveolaris inferioris.

Der ungeheuren Anzahl von Fasern, welche alle diese Nerven zusammengenommen in sich enthalten, kann nur eine grosse Verbreitungsfläche Raum gewähren. Der Schnabel des *Ornithorhynchus* mit seinen Lippenanhängen hat sich aber auch zu einem mächtigen Gefühlsorgan entwickelt, dessen dominirende Bedeutung bei einem Vergleich mit den anderen verhältnissmässig zurücktretenden Sinnesorganen, wie Augen und Ohren, zur Genüge verständlich wird. Der Schnabel bildet für *Ornithorhynchus* das beste Werkzeug zum Aufsuchen seiner Nahrung im Schlamm der Flüsse und zugleich den die anderen Sinnesorgane einigermaassen ersetzenden Gefühlsapparat [3]). OWEN (1868, p. 150) sagt von *Ornithorhynchus*: like the duck, its beak as a tactile instrument in the detection of the food".

PECHUEL-LOESCHE (BREHMS Thierleben, Säugethiere, Bd. III, 1891, p. 725) berichtet nach BENNETT's Angaben über ein gefangenes Schnabelthier Folgendes: „Es schweifte am Ufer entlang, indem es sich von den Gefühlseindrücken seines Schnabels leiten liess, welcher als ein zartes Tastwerkzeug vielfach benutzt zu werden scheint." Ferner von anderen gefangenen Exemplaren (p. 725): „Ihr Fell liessen sie mich berühren, nicht aber den Schnabel, ein neuer Beweis, wie empfindlich er ist." Und endlich von einem erlegten Weibchen (p. 724): „Es war in den Schnabel geschossen worden und starb fast augenblicklich." Diese Angaben, zusammengehalten mit den Erfahrungen von der grossen Zählebigkeit des Schnabelthieres, beweisen klar die enorme Empfindlichkeit dieses Organes.

Die zerstreute Anordnung der zahlreichen sensibeln Nervenzweige für die Unterlippen- und Kinngegend bei *Ornithorhynchus* könnte vielleicht auch als ein ursprünglicher Modus der Organisation angesehen werden. Bei höheren Säugethieren treten jene Nervenzweige an Zahl vermindert und mehr compendiös auf. Bei dem Menschen sind sie bekanntlich so gut wie in einem Stamme, dem R. mentalis n. alveolaris inferior, gesammelt. Nur vereinzelt können einige unbeständige und nicht vollkommen gesicherte Fäden, welche mit dem motorischen N. mylo-hyoideus verlaufen (R. submentalis), dieses sensible Gebiet verstärken. Bei *Choloepus* kommt ausser den genannten zwei Nerven noch ein verhältnissmässig schwacher R. malaris n. auriculo-temporalis hinzu. Ebenso ist zu bemerken, dass der R. submentalis stärker als beim Menschen ist. Er ist etwas grösser als die motorische Abtheilung des N. mylo-hyoideus (Fig. 51 d, Taf. LVII + LVIII). Bei *Ornithorhynchus* (Fig. 11) sind alle drei letztgenannten Nerven vorhanden und ausserdem noch der R. labialis n. alveolaris inferior.

Der N. submentalis und der R. malaris n. auriculo-temporalis sind ungemein dick. Es sind also hier die hintersten Nerven, welche dominiren, d. h. gerade diejenigen, die bei *Choloepus* im Verhältniss zu *Ornithorhynchus* schwach sind und bei dem Menschen theils rudimentär sich zeigen, theils fehlen.

---

1) MECKEL (1826, p. 35): „Rationem hujus nervi ad reliquos e cerebro exeuntes jam supra diximus, hic, eum reliquos omnes, non tantum cerebrales, sed totum systema nervosum periphericum simul fere aequare adjicimus."

2) OWEN, 1842, p. 386: „The fifth pair in the *Ornithorhynchus* exceeds, in relative magnitude, that of any other animal."

3) VAN HOEVEN (1823, p. 355): „Le bec qui reçoit nombre de nerfs de la cinquième paire, est le vrai organ du toucher."

Die Function der hintersten Nerven der hier angeführten Gruppe würde also beim Menschen von vorderen Nerven übernommen worden sein. Freilich sind die oben als Beispiele angeführten Thiere ohne jede besondere Auswahl aus der Säugethierklasse herausgenommen. Sie gehören keiner gemeinsamen Ahnenreihe an und können deshalb kein exactes Bild von der Phylogenese der sensiblen Mandibularzweige bei einer gewissen Säugethiergruppe, noch minder bei der ganzen Klasse liefern. Sie lassen aber doch ein Formenspiel innerhalb der Typographie der behandelten Nerven des Säugethiertypus ahnen, welches durch sorgfältigere Untersuchungen nähere Beleuchtung finden dürfte.

Dass mit der starken Entfaltung der sensibeln Portion ein Zurücktreten der motorischen Portion sich combinirt hat, ist verständlich. Verschiedene Ursachen haben hier ungleich eingewirkt. In der relativ grossen Unabhängigkeit beider Portionen von einander erweist sich nach OWEN [1]) das Schnabelthier als ein wirkliches Säugethier. Ebenso stimmt die Zweiggruppirung des Trigeminus, bei allen Besonderheiten im Detail, doch in der Hauptsache mit der bei den Säugethieren üblichen überein. Nur das nach unserer bisherigen Kenntniss in der ganzen Thierreihe auf die Monotremen beschränkte Vorkommen eines N. detrahens mandibulae deutet auf eine niedrigere und eigenartige Organisation und Stellung hin.

B. *Echidna aculeata.*

Nervus trigeminus.

(Taf. XLIX + L, Fig. 6—8; Taf. LI + LII, Fig. 15; Taf. LIII + LIV, Fig. 21—24; Taf. LV + LVI, Fig. 27.)

Der Nervus trigeminus wurde an einem ausgewachsenen Exemplare von *Echidna* in seinem peripheren Verlaufe präparirt.

Er tritt am Vorderrand der Brückenarme aus dem Gehirn [2]) mit zwei Wurzeln, einer sensibeln und einer motorischen. Er verläuft zuerst in der seitlich von der Brücke befindlichen Rinne versteckt, ehe er an der Seite der vorderen Begrenzung der Brücke als 3,4 mm breiter Stamm zum Vorschein kommt. Schon durch diese grosse Breite hebt er sich als der weitaus stärkste aller Hirnnerven hervor; er nimmt aber, ehe er den Schädel verlässt, noch an Stärke zu, so dass er etwas hinter dem Foramen ovale sein Maximum von 5,8 mm Breite erreicht hat. Er kann sich jedoch mit dem relativ noch viel stärkeren Trigeminusstamm des *Ornithorhynchus* nicht messen.

In seinem intrakranialen Verlaufe bleibt der Hauptstamm in horizontaler Ebene, was mit der Anordnung der Basis cranii zusammenhängt. Im Anfang verläuft er im sanften Bogen nach vorn und nach aussen (rostral-lateralwärts) [3]) gekrümmt, von den Blättern der harten Hirnhaut umhüllt und in eine ansehnliche Vertiefung, die Impressio trigemini, des Felsenbeins eingelagert, zum Foramen ovale und bedeckt dabei den Nervus abducens.

Die Wurzeln (Fig. 21) sind von einander frei und derart gelagert, dass die motorische Portio minor (*pmi V*) ventral, d. h. zwischen der sensibeln Wurzel des Trigeminus (*pmj V*) und dem N. abducens (*VI*)

---

1) R. OWEN, 1868, p. 150: „This distinction is better marked in Mammals than in Birds and Reptiles."
2) Vergl. u. A. auch TH. ZIEHEN, 1897, p. 29.
3) ZIEHEN (1897, p. 29) theilt mit: „Ueber den weiteren Verlauf des Trigeminus bemerke ich noch, dass derselbe zunächst leicht nach hinten gerichtet ist: daher scheint an dem aus der Schadelhöhle entfernten Gehirn der Trigeminus geradezu occipitalwärts der Basalfläche des Pons aufzuliegen." Mein Exemplar gab keine Bestätigung dieser Angaben.

eingekeilt, verläuft. Sie folgt dabei dem vorderen Rand der sensiblen Wurzel, an deren ventraler Fläche sie in einer Rinne vollkommen bedeckt zum Foramen ovale läuft, um sich dort 1,2 mm stark dem Ramus tertius anzuschliessen, weshalb sie bei der Beschreibung dieses Astes nähere Erwähnung finden wird. Die Bündel der sensibeln Wurzel, Portio major (*pm V*), verlaufen anfangs einander parallel und geschlossen, weichen aber in der Nähe des Foramen ovale auseinander und lassen ihre Fäden ausstrahlen, um neue Verbindungen einzugehen. An dieser Stelle ist die sensible Wurzel am dicksten, wie erwähnt, 5,8 mm stark, und hier befindet sich der GASSER'sche Knoten (Fig. 22, 24 *gg*), jedoch nicht in der Form eines äusserlich stark ausgeprägten Ganglion semilunare, wie dies bei den höheren Säugethieren der Fall ist. Nur an der ventralen Seite des Stammes fand ich Ganglienzellen zwischen die Nervenfasern eingebettet (Fig. 22 *gg*). Auf der dorsalen Seite waren bloss parallel verlaufende Faserbündel zu sehen, und nur eine Verdickung des Nervenstammes verrieth die Stelle des Ganglion (Fig. 24, 27 *gg*).

Nachdem die Portio major hier dem Ramus tertius sein Contingent an sensibeln Fäden abgegeben hat, macht sie eine scharfe Biegung nach vorn und setzt als übrig bleibender Ramus primus + secundus $r\,V^{I+II}$) ihren Weg als 3,5 mm breiter Stamm in der neuen Richtung fort. Dorsal wird sie vom N. trochlearis gekreuzt, ventral bedeckt sie selbst den N. abducens. An der ventralen Seite empfängt sie auch Fäden aus dem Sympathicus und theilt sich endlich etwa 6,5 mm vor dem Foramen ovale in die beiden Aeste des Ramus primus und des Ramus secundus.

Der genaueren Beschreibung des für unsere Zwecke in erster Linie in Frage kommenden Ramus III. s. mandibularis seien einige kurze Notizen über den Ramus I. s. ophthalmicus und Ramus II. s. maxillaris vorausgeschickt.

A. Ramus primus seu ophthalmicus.

(Fig. 21, 27 $r\,V^{I}$.)

Der sogenannte erste Ast des Trigeminus beginnt bei *Echidna* als 2,8 mm dicker, kurzer Stamm der sich, wie CH. WESTLING erwähnt[1]), schon innerhalb des Schädels in mehrere Zweige theilt und, von den Nn. opticus (*II*), oculomotorius (*III*), trochlearis (*IV*) und abducens (*VI*) begleitet, durch die dem Foramen opticum und der Fissura orbitalis superior entsprechende gemeinsame Oeffnung den Schädel verlässt.

B. Ramus secundus seu maxillaris.

(Fig. 21, 27 $r\,V^{II}$.)

Auch über den zweiten Ast, den schwächsten, d. h. nur etwa 2 mm dicken Hauptzweig des Trigeminus liegen einige spärliche Angaben von CH. WESTLING (1889, p. 42) vor. Dieselben lassen den „Ramus maxillaris superior, nachdem er unmittelbar nach seinem Austritte durch das Foramen rotundum einen in das Os palatinum eintretenden Zweig abgegeben hat, unter dem Auge längs des Randes der Augenhöhle gehen, einen Zweig zwischen dem Auge und dem Kiefer zur Haut der Oberfläche des letzteren senden, am inneren Augenwinkel in das Oberkieferbein eindringen und vertheilt aus demselben durch mehrere kleine Oeffnungen hervortreten". Hinsichtlich existirender Verbindungen mit dem sympathischen Nervensysteme siehe die weiter unten (p. 73 [369]) gegebenen Ausführungen.

---

1) CH. WESTLING, 1889, p. 42: „Wie oben p. 6 erwähnt, sind das Foramen opticum und die Fissura orbitalis superior bei *Echidna* wie bei den Marsupialiern mit einander vereinigt; durch diese Oeffnung (Fig. 9a *F. o.*) treten der N. opticus, die Arteria ophthalmica und die Augenmuskelnerven, sowie der schon beim Austritte in mehrere Zweige vertheilte Ramus ophthalmicus n. trigemini hervor."

C. Ramus tertius seu mandibularis.

(Fig. 21—24.)

Bei ihrer innerhalb des Schädels im Niveau des Foramen ovale stattfindenden Biegung giebt die grosse sensible Portion des N. trigeminus ihren am frühesten abgezweigten Hauptast, R. mandibularis seu tertius, Portio sensibilis, ab. Der ausserordentlich kurze Stamm ist etwa 3,5 mm dick, also der stärkste unter den drei Hauptästen des Trigeminus. Diese sensible Portion verbindet sich mit der ganzen motorischen Portio minor des Trigeminus, so dass der vereinigte dritte Ast wie bei den höheren Säugethieren aus sensibeln und motorischen Elementen besteht; ausserdem nimmt er aus anderen Quellen kommende sensible und sympathische Fäden auf.

Der speciellen Beschreibung der cerebrospinalen Elemente des Ramus III schicke ich auch hier einige Angaben über sein accessorisches sympathisches Ganglion, das Ganglion oticum, voraus.

Ganglion oticum s. Arnoldi.

(Fig. 21, *go.*)

Noch innerhalb der Schädelhöhle, in der Nähe des Foramen ovale, zum Theil ventralwärts vom hinteren Rande des Trigeminusstammes, aber viel mehr hinter diesem, befindet sich ein ovales, 2,3 mm langes und 1,2 mm breites, abgeplattetes Ganglion, dessen dorsaler Rand eine grössere Wölbung als der ventrale zeigt. Trotz seiner scheinbar abweichenden Lage[1]) entspricht der Knoten dem Ganglion oticum.

Das Ganglion steht mit verschiedenen Nerven seiner Umgebung in Verbindung und bekommt auf diesem Wege seine sogenannten Wurzeln. Ausserdem gehen viele Fäden von dem Ganglion ab.

a) Wurzeln des Ganglion oticum.

1) Nervus tympanicus s. Jacobsoni (Fig. 21 *nt*).

Für ein Homologon des Nervus tympanicus bin ich geneigt diejenige Wurzel zu halten, welche mit dem hinteren Rande des Ohrknotens in Verbindung tritt. Sie misst 0,6 mm und ist somit die ansehnlichste unter den Wurzeln dieses Ganglions, das ohne scharfe Grenze in diesen Nerven überzugehen scheint. Sie ist zum Theil sympathischer Natur, indem sie aus dem Ganglion cervicale supremum sympathische Fäden empfängt, welche durch den Sulcus tubae dorsal von der Tuba Eustachii in die Paukenhöhle eindringen. Auch giebt sie einen rein sympathischen Ast (Fig. 21 *rcpV*) als hintere Wurzel für den Ramus communicans cum Nervo trigemino ab, schon ehe sie das Ganglion oticum erreicht hat. Ausserdem führt sie wohl auch sensible Fäden aus dem N. glossopharyngeus; doch ist es mir nicht gelungen, Anastomosen zwischen den fraglichen Nerven und dem Glossopharyngeus bei *Echidna* mit der gleichen Sicherheit wie bei *Ornithorhynchus* (p. 55 [351]) herauszupräpariren. Trotz dieses negativen Befundes halte ich die Existenz einer derartigen Verbindung auch bei *Echidna* für sehr möglich, da der in Frage stehende Nerv sich in seinem Verlaufe bei *Echidna* wie ein N. tympanicus der höheren Mammalia verhält. Er zieht näm-

1) Bei den viviparen Säugethieren liegt das Ganglion oticum an der Aussenfläche des Pterygoides. Gaupp hat aber jüngst (vergl. den Nachtrag am Ende dieser Abhandlung) gezeigt, dass das Os pterygoideum der Monotremen dem Pterygoid der Amphibien und Sauropsiden entspricht, das im Verhältniss zu dem „Säugethierpterygoid" (das er Parabasale nennt) eine latero-ventrale Lage einnimmt. Obschon das Ganglion oticum von *Echidna* an der dorso-medialen Fläche des Pterygoideum liegt, so befindet es sich doch ausserhalb des Schädels und des Parabasale, das Gaupp beim Embryo gefunden hat, — also auch in normaler Lage. Ich konnte beim Verfolgen der Nerven des ausgewachsenen Thieres nicht auf das freie Parabasale stossen, weil es später mit dem Sphenoideum verschmilzt.

lich durch die Paukenhöhle, ihrer inneren (medialen) Wand dicht angeschmiegt, und macht vor und auf dem flachen Promontorium einen nach hinten convexen Bogen, indem er anfangs nach oben, dann aber nach vorn zu der vorderen Ecke der Paukenhöhle geht. Er ist ausserdem während seines ganzen intratympanalen Verlaufes in eine seichte, dem Sulcus Jacobsonii ähnliche Rinne eingelagert, bis er die Paukenhöhle etwa 1,2 mm hinter der vorderen Ecke unter Durchbohrung ihrer medialen Wand verlässt. Zu diesem Zwecke steht eine feine Oeffnung in der Sutur zwischen Pterygoideum und Petrosum sowohl ihm, wie auch dem in umgekehrter Richtung verlaufenden N. tensor tympani, zur Verfügung[1]. Einmal an der dorsalen Fläche des Pterygoideum angelangt, ist der N. tympanicus auch scheinbar in die Schädelhöhle gekommen, weil an dieser Stelle bei *Echidna* das Pterygoideum den zwischen Petrosum und Sphenoideum frei gewordenen Raum ausfüllt und die Basis cranii vervollständigt. Der Nerv behält fortwährend die eingeschlagene Richtung nach vorn bei und geht bald, nachdem er die oben erwähnte Wurzel für den Ramus communicans cum nervo trigemino abgegeben hat, unter knotenartiger Anschwellung in das Ganglion oticum über.

2) Ramus communicans cum Nervo faciali (Fig. 21 *rcf*).

An dem Knie des Nervus facialis löst sich in der Gegend des Hiatus canalis Fallopiae ein feiner Nerv vom Facialisstamm ab und geht nach vorn, innen und etwas abwärts. Er dringt durch dasselbe Loch wie die vorhergehende Wurzel (N. tympanicus), kreuzt sie an der dorso-medialen Seite und tritt auch fast an derselben Stelle wie jene mit dem Ganglion oticum in Verbindung. Er dürfte demnach den vom Facialis ausgehenden Ramus communicans cum Nervo petroso superficiali minori des Menschen repräsentiren, und die beiden genannten Wurzeln, welche bei dem Menschen und den höheren Mammalia zu einem Nerven verschmelzen, verlaufen bei *Echidna* getrennt von einander.

3) Radix sympathica (Fig. 21 *ns*).

An dem hinteren Ende des Ganglion oticum fand sich noch ein dritter feiner Nerv, an der ventrolateralen Seite desselben. Ich vermuthe, dass er eine Radix sympathica ist, weil er marklose Fäden führt. Leider wurde er bei der Präparation zerrissen und konnte nicht weiter verfolgt werden.

4) Vom Trigeminus stammende sogenannte kurze Wurzeln.

Zwischen dem Ganglion oticum und dem dritten Aste des Trigeminus existiren viele Verbindungen. Ob unter denselben wirklich vom Nervus trigeminus kommende sensible Fäden sich befinden oder nicht, ist schwer zu entscheiden. Möglicherweise giebt es solche. Ich habe alle diese Verbindungen zu den in peripherer Richtung verlaufenden Zweigen verfolgen können (siehe weiter unten auf p. 73—74 [369—370]). Das ist aber sicher, dass das eigentliche Ganglion motorische Wurzeln aus dem Trigeminus nicht empfängt. Denn die Nn. pterygoideus internus und tensor veli palatini fehlen mit ihren Muskeln bei *Echidna*, und der N. tensor tympani (Fig. 21 *ntt*), welcher bei dem Menschen und bei vielen Säugethieren das Ganglion durchsetzt, nachdem er mit den beiden zuvor genannten Nerven von der medialen Seite der Portio minor trigemini abgegangen war, läuft bei *Echidna* an dem Ganglion vorbei, ohne mit ihm zu communiciren. Nur mit einer Gruppe von Rami communicantes, die zu einigen Nervenzweigen des dritten Astes des Trigeminus ziehen, steht der N. tensor tympani in Berührung, ohne jedoch von dieser Quelle Fasern zu empfangen. Er ist, wie weiter unten (p. 74—75 [370—371]) dargelegt wird, ein einfacher Zweig des Ramus ventralis s. medialis der Portio minor.

1) Vergl. die Anmerkung der vorhergehenden Seite. Der neurologische Befund bei *Echidna* wird unter Berücksichtigung der eigenthümlichen osteologischen Verhältnisse verständlich, und stellen sich die Abweichungen, nach der rein neurologischen Seite, als unwesentliche heraus.

b) Periphere Zweige des Ganglion oticum.

Hinter dem Ganglion oticum geht, wie schon erwähnt wurde, eine hintere Wurzel (Fig. 21 *rcpV*) für einen Ramus communicans cum nervo trigemino von dem N. tympanicus (*nt*) ab. Mit dieser hinteren Wurzel vereinigt sich auch eine vordere (Fig. 21 *rcaV*), die aus dem vorderen Ende des Ganglion oticum stammt. Sie kreuzt auf ihrem Wege zwei, aus der hinteren Wurzel entstehende Zweige, von welchen der hintere für die Portio major des Ramus tertius (*rcpV*^{III}) und der vordere (*rcpV*^{II}) für den Ramus secundus bestimmt ist, und verbindet sich mit einem dritten Zweig in der Nähe des vorderen Randes der Portio minor, um mit diesem einen zweiten Ramus communicans cum ramo secundo trigemini (*rcpaV*^{II}) zu bilden, welcher, die eingeschlagene Richtung beibehaltend, unterhalb des Trigeminusstammes vorwärtszieht, dabei die Nn. abducens (*VI*), oculomotorius (*III*) und opticus (*II*) kreuzend, bis er in dem Ramus secundus trigemini aufgeht.

Von dem vorderen Ende des Ganglion oticum gehen noch zahlreiche Fäden aus. Das Ganglion scheint sich hier in eine Menge von Nervenbündeln aufzulösen, die sich innig durchflechten und neue Gruppen bilden, um sich an den Ramus tertius trigemini anzuschliessen. Die meisten dieser Verbindungsfäden verlaufen längs der ventralen Seite desselben und sind auf Fig. 21 zu sehen. Andere Verbindungsfäden wenden sich um den hinteren Rand des R. tertius und treten auf die dorsale Seite des Hauptastes. Sie sind in Fig. 24 dargestellt.

Auf diese Weise wird der dritte Ast des Trigeminus von einem ringförmig angeordneten sympathischen Geflechte umsponnen[1]), welches Rami communicantes für seine einzelnen Aeste liefert.

Von hinten nach vorn gerechnet, findet sich an der ventro-medialen Seite des R. tertius die folgende Reihe von Verbindungsfäden:

1) Ramus communicans cum nervo tensore tympani (Fig. 21—23 *rctt*).

Ein kurzer, feiner Faden, der schräg nach vorn verläuft, um der dorsalen Wurzel des N. tensor tympani, die in umgekehrter Richtung zieht, zu begegnen (vergl. weiter unten bei p. 75 [371]). Ausserdem steht auch die ventrale Wurzel des N. tensor tympani mit dem sympathischen Systeme in Verbindung (vergl. ebenda).

2) Rami communicantes cum nervo auriculo-temporali (Fig. 21—23 *rcat*).

Diese Nerven greifen von hinten um den Wurzeltheil des N. auriculo-temporalis. Ausser einigen Fäden, die sich nach der dorso-lateralen Seite dieses Nerven begeben (Fig. 23), gehen andere, und sogar die meisten, an die ventro-mediale Seite des vorliegenden Nerven (Fig. 21, 22).

3) Ramus communicans cum nervo alveolari inferiori (Fig. 21 *rcai*).

Er folgt eine kurze Strecke dem N. auriculo-temporalis und mündet dann in die hintere Wurzel des N. alveolaris inferior ein.

4) Ramus communicans cum nervo mylo-hyoideo (Fig. 21, 22 *rcmh*).

Er findet in dem zwischen den Nn. auriculo-temporalis, submentalis und mylo-hyoideus befindlichen Geflecht eine Nervenwurzel, die dem N. mylo-hyoideus angehört und zu der er sich begiebt.

5) Ramus communicans cum ganglio chordae tympani (Fig. 21, 22 *rccht*).

Er lehnt sich der hinteren Wurzel des N. lingualis an, um sie später zu verlassen und sich mit dem Ganglion chordae tympani zu vereinigen.

1) Es giebt viele Säugethiere, bei denen mehrere Ganglienanhäufungen an dieser Stelle existieren. Es giebt auch andere (wie z. B. das Schaf), bei denen das einheitliche Ganglion oticum ringförmig ist (s. E. J. v. Bonsdorff, 1843). Augenscheinlich handelt es sich in diesen Fällen nur um Modificationen der Anordnung bei *Echidna*.

6) Rami communicantes cum nervo linguali (Fig. 21, 22 *rcl*).

Von diesen treten mehrere Bündel auf. Einige verlaufen selbständig, andere folgen dem Ramus communicans cum ganglio chordae tympani, und noch andere begleiten den hintersten Verbindungsfaden mit dem N. buccinatorius.

7) Rami communicantes cum nervis buccinatorio et linguali (Fig. 21, 22 *rclb*).

Unter allen Aesten des Trigeminus bekommt der N. buccinatorius die zahlreichsten Verbindungsfäden von dem sympathischen Geflechte. Eine hintere Gruppe von Fäden vereinigt sich mit ihm und dem N. lingualis (*rclb*).

8) Rami communicantes cum nervis buccinatorio et temporali profundo anteriori (Fig. 21, 22 *rcbtpa*).

Eine vordere Gruppe von Fäden enthält ausser für den N. buccinatorius zum Theil auch Anastomosen für den N. temporalis profundus anterior. Dieselben machen eine ähnliche Biegung um den vorderen Rand des Ramus tertius wie die Portio minor trigemini und gelangen somit auf die dorso-laterale Seite des Ramus tertius.

9) Rami communicantes cum nervis detrahenti mandibulae et masseterico-temporali (Fig. 24 *rcdmt*).

An derselben Seite gelangen ferner über den hinteren Rand des Ramus tertius Anastomosen für die Nervi detrahens mandibulae und masseterico-temporalis.

I. Ramus anterior (motorius) s. masticatorius nervi mandibularis (Portio minor trigemini).

(Fig. 21—23 *pmiV*.)

Ehe die motorische Wurzel sich um den vorderen Rand der sensibeln wendet, theilt sie sich an der unteren Fläche der letzteren in einen Ramus ventralis (*rv*) und einen Ramus dorsalis (*rd*).

A. Ramus ventralis s. medialis.

(Fig. 22 *rv*.)

Der Ramus ventralis stellt den zuerst abgegebenen Ast der Portio minor trigemini dar. Er ist dünn, breit und so kurz, dass er nur als eine scharfe Ausbuchtung am hinteren Rande der Portio minor sich darbietet. Seine Theile sind locker verwebt, weil die den Stamm zusammensetzenden Bündel nach verschiedenen Richtungen streben, theils um sich mit sensibeln oder sympathischen Fäden zu verflechten, theils um sensible Nervenäste zu umrahmen und sich wieder an deren dorsaler Seite zu sammeln. Deshalb sind auch die aus dem Ramus ventralis stammenden Nervenzweige nicht leicht im Anfang ihres Verlaufes zu isoliren. Besonders schwer sind die Wurzeln des zuerst abgegebenen N. tensor tympani bis zu ihrem Abgang vom Ramus ventralis zu verfolgen.

1. Nervus tensor tympani.

(Fig. 21—22 *ntt*.)

Er entspringt mit zwei Wurzeln, einer unteren und einer oberen, welche den N. auriculo-temporalis umfassen.

Als Ursprungsquelle der unteren (ventralen) Wurzel (Fig. 21, 22 *ntt'*) bin ich geneigt, das hinterste Bündel (Fig. 22 *ntt'*?) des Ramus ventralis anzusprechen, welches wohl bis zu dem Geflechte, wovon die

betreffende Wurzel entsprang, sich verfolgen liess, aber nicht durch dasselbe. Das Geflecht befand sich an der ventralen Fläche des Trigeminusstammes gleich hinter dem Ramus ventralis und enthielt hauptsächlich sympathische Fäden.

Diejenigen Nervenfäden, welche die obere (dorsale) Wurzel (Fig. 21, 23 *ntt''*) zusammensetzen, sammeln sich aus verschiedenen Richtungen. Für zwei Fäden konnte der Ramus ventralis als Urquelle nachgewiesen werden. Der eine (Fig. 22, 23 *1*) verlief an der ventralen Seite des N. auriculo-temporalis durch das bereits erwähnte sympathische Geflecht; der andere (Fig. 23 *2*) aber kam durch denjenigen Plexus, welcher sich zwischen den Nn. auriculo-temporalis und mylo-hyoideus ausdehnt, und war an Fäden, die sich zu dem N. mylo-hyoideus begaben, angeschlossen. Diese beiden Nervenfäden werden wohl motorischer Natur sein.

Ueber die Natur der anderen Fäden, welche mit der oberen Wurzel des N. tensor tympani in Verbindung stehen, ist eine befriedigende Klarheit schwerer zu gewinnen. Diejenigen Nerven, welche aus dem N. buccinatorius entspringen und in Fig. 23 als *5*, *6* und *7* bezeichnet sind, enthalten wohl sensible Fäden. Und wenn man in Acht nimmt, dass die obere Wurzel auch sympathische Elemente (Fig. 21, 23 *rctt*) empfing, welche nicht in peripherer, sondern in centripetaler Richtung dieser Wurzel folgten, so ist es möglich, dass die Wurzel sich jener Fäden in den mit *8*, *9* und *10* bezeichneten Bahnen, welche sich mit den Nn. masseterico-temporalis und detrahens mandibulae mischen, wieder entledigte.

Nachdem die beiden Wurzeln (*ntt'* und *ntt''*) sich zu einem Strang vereinigt haben, verläuft der N. tensor tympani nach hinten über das Ganglion oticum hinweg, ohne mit demselben in Verbindung zu treten. Durch ein Loch in der Sutur zwischen Pterygoideum und Petrosum dringt er in die Paukenhöhle hinein und liegt hierbei lateral neben dem N. tympanicus. An dieser Stelle, d. h. an der oberen vorderen Ecke der Paukenhöhle macht er eine scharfe Wendung schräg nach abwärts und medialwärts und verläuft nach dem Ursprunge des Musc. tensor tympani. Wenn er diesen beinahe erreicht hat, dringt er von der latero-dorsalen Seite her in den Bauch des Muskels ein und folgt innerhalb desselben unter neuer plötzlicher Richtungsänderung dem Faserverlaufe des Muskelbauches, d. h. er setzt, unter fortwährender Abgabe von innervirenden Zweigen, seinen Weg in lateraler Flucht fort. Sein Stamm macht also mit dem Muskel einen fast rechten Winkel[1]).

(2. Nervus pterygo-spinosus und 2a. Nervus tensor veli palatini).

Der schon bei *Ornithorhynchus* nicht mit Sicherheit erkannte Nervus pterygo-spinosus (p. 58 [354]) fehlt bei *Echidna*, gerade so wie sein Muskel, wahrscheinlich in Folge von Degeneration, spurlos. Das Gleiche gilt für den Nervus tensor veli palatini (s. bei *Ornithorhynchus* p. 59 [355]).

(Nervus pterygoideus internus.)

Auch dieser Nerv geht *Echidna* ebenso wie *Ornithorhynchus* ab (s. p. 59 [355]).

3. Nervus mylo-hyoideus.
(Fig. 6, 15, 22 *nmh.*)

Der N. mylo-hyoideus ist der stärkste der Aeste des Ramus ventralis. Die für ihn bestimmten Nervenbündel strahlen anfangs in verschiedenen Richtungen aus (Fig. 22), sammeln sich aber später, nachdem sie sich mit sympathischen Fäden gemischt (*rcmh*) und mit Bündeln des N. auriculo-temporalis (*nsbme'*,

1) Ch. Westling, 1889, hält irrthümlicher Weise den M. tensor tympani von *Echidna* für einen, vom N. facialis versorgten Muskel. Bereits im myologischen Theile (p. 53—54 [349—350]) habe ich mich ausführlich darüber geäussert und ebenso wie M. Fürbringer (1904) nachgewiesen, dass der vorliegende Muskel von *Echidna* gerade so wie bei den anderen Säugethieren von einem Trigeminuszweige versorgt wird.

nsbme'') einen ansehnlichen Plexus gebildet haben, zu einem einheitlichen Nervenstamm (Fig. 21—24 *nmh* + *nsbme*), welcher noch zwei, von dem N. buccinatorius kommende (Fig. 23 *nsbme'''*) und durch den N. alveolaris inferior verstärkte (Fig. 22 *nsbme''''*) sensible Fasercomplexe empfängt.

Alle diese sensibeln, mit dem motorischen N. mylo-hyoideus sich verbindenden Fasern entsprechen dem N. submentalis von *Ornithorhynchus*.

Aus der Vereinigung resultirt somit ein aus motorischen, sensibeln und sympathischen Elementen gemischter Nerv (N. mylo-hyoideus + submentalis). Als solcher (*nmh* + *nsbme*) verläuft er ventral- und medialwärts resp. ventralwärts zwischen den Mm. mylo-hyoideus und detrahens mandibulae, bis er hinter dem hinteren Rande des Ursprunges des letztgenannten Muskels unterhalb des ventralen Randes der Mandibula zum Vorschein kommt (Fig. 6).

Bei dem Beuteljungen geht er noch unter dem MECKEL'schen Knorpel an dem medio-ventralen Rande desselben vorbei (Fig. 15).

Von jetzt ab liegt er der lateralen Fläche des M. mylo-hyoideus auf, fängt aber allmählich an, seine Verlaufsrichtung in eine medialwärts gehende zu ändern; diese Richtung behält er so lange unverzweigt bei, als die Bündel des ventral gewölbten M. mylo-hyoideus zunächst abwärts verlaufen. Sobald dieselben aber sich medialwärts zu wenden beginnen, theilt der Nerv sich, nachdem er eine feine Anastomose aus dem Nervus facialis (Fig. 6 *rcfmh*) aufgenommen hat, in einen nach hinten (caudalwärts) und einen nach vorn (rostralwärts) verlaufenden Zweig, die sich sofort in zahlreiche periphere Fäden auflösen.

Der hintere Zweig ist rein motorisch und versorgt den hinteren Abschnitt des M. mylo-hyoideus, inclusive die mit ihm verschmolzene tympano-hyoideale Abtheilung dieses Muskels (siehe den myologischen Abschnitt p. 49f. [345f.]). Er entspricht dem caudalen Theil des R. mylo-hyoideus und dem R. tympanico-hyoideus von *Ornithorhynchus*.

Besonderes Interesse erregt die Anastomose mit dem N. facialis. Eine derartige Anastomose habe ich bei keinem anderen von mir untersuchten Säugethier angetroffen.

Freilich können Anastomosen zwischen den Nn. facialis und mylo-hyoideus auch bei anderen Säugethieren auftreten[1]). Sie stimmen aber alle, so viel mir bekannt, darin überein, dass der N. mylo-hyoideus einige von seinen Fasern dem N. facialis zuschickt.

Ich habe *Choloepus didactylus* betreffend dieses Verhalten näher untersucht (Taf. LVII + LVIII, Fig. 51). Das Thier zeigt sich als ein sehr geeignetes Object, weil sein auch sensible Fasern in sich enthaltender sog. N. mylo-hyoideus (*nmh*) schon früh sich in mehrere Bündel auflöste und weil diese Elemente separat verfolgt werden kohnten. Es ergab sich nun, dass es nur sensible Elemente waren, die von dem gemischten N. mylo-hyoideus der Bahn des N. facialis (*VII*) zugeführt wurden (*rcf*) und mit ihm an die Lippen und die Kinngegend gelangten, um sich da in der Haut zu verbreiten. Einige zerstreute Facialisfasern, die zwischen den Bündeln des M. depressor mandibulae anterior verliefen, kamen auch in Berührung mit motorischen Zweigen des N. mylo-hyoideus, welche diesen Bauch des M. depressor mandibulae (*mdma*) innervirten; es blieb aber bei blossen und zudem ganz kurzen Berührungen. Die Facialisfasern lösten sich nämlich bald von dem genannten Verbande ab, drangen durch den Muskel, ohne ihn zu innerviren, und begaben sich weiter nach den Lippen, wo sie die Lippenmusculatur versorgten.

Die vorliegende Anastomose bei *Echidna* bietet aber den wesentlichen Unterschied dar, dass sie in die Bahn des sogenannten N. mylo-hyoideus Facialisfasern hineinführt. Sollten diese Facialisfasern als extrakraniale Verstärkung der von RUGE (N. facialis, 1896, p. 339) angenommenen intrakranialen Verschmelzung von Facialis- uhd Trigeminus-Elementen zu der Innervirung des — nach RUGE nur scheinbaren Trigeminusmuskels — M. mylo-hyoideus beitragen, oder folgten sie nur eine gewisse Strecke weit den motorischen Trigeminusfasern des Nerv. mylo-hyoideus, um sich später von ihnen zu trennen und

1) J. J. STAUDINGER (1847, p. 32) hat eine solche bei *Halichoerus grypus* beobachtet, ebenso G. POUCHET bei *Myrmecophaga jubata* (1867, p. 152 u. 156), T. B. STOWELL bei *Felis domestica* (1886, p. 466), ELLENBERGER und BAUM beim Hunde (1891, p. 521), W. KRAUSE beim Kaninchen (1868, p. 230) als Varietät etc. — Auch ich habe sie bei *Tamandua tetradactyla* (Embryo) und *Choloepus didactylus* angetroffen (s. obigen Text).

einen Gesichtsmuskel des N. facialis zu versorgen? Als solcher bietet sich der von Ruge (1895 p. 60—62) zuerst aufgefundene primitive Musc. buccinatorius dar, der, bei *Ornithorhynchus* noch nicht entwickelt, bei *Echidna* zuerst in Erscheinung tritt. Doch gelang es mir nicht, den sicheren Nachweis für eine derartige Facialis-Versorgung dieses Muskels zu erbringen. Ich wage daher hinsichtlich dieser interessanten Frage keine definitive Entscheidung auszusprechen, bin aber geneigt, der letzteren Alternative den Vorzug zu geben.

Der vordere Zweig des Nervus mylo-hyoideus resp. N. mylo-hyoideus + submentalis ist gemischter Natur und verläuft in entgegengesetzter Richtung rostralwärts zwischen den Mm. mylo-hyoideus und depressor mandibulae anterior (Fig. 6, 15), wobei er den vorderen Theil des M. mylo-hyoideus und den M. depressor mandibulae anterior innervirt, ausserdem aber mit einem Zweige den letztgenannten Muskel durchbohrt und sich nach vorn begiebt, um die Kinngegend mit sensibeln Endzweigen zu versehen (*nsbme*), welche im Grossen und Ganzen dem Ramus submentalis von *Ornithorhynchus* zu vergleichen sind und in Wirklichkeit gar nicht zum Nervus mylo-hyoideus gehören, sondern aus dem sensibeln Ramus inferior nervi mandibularis abstammen. Sein motorischer Theil entspricht dem rostralen Theil des R. mylo-hyoideus und dem R. depressor mandibulae anterior von *Ornithorhynchus* (vergl. p. 59 [355]).

Der Ramus ventralis des Nervus masticatorius giebt bei *Echidna* also nur die beiden Nervi tensor tympani und mylo-hyoideus ab. Weder ein N. pterygo-spinosus, noch ein N. tensor veli palatini, noch ein N. pterygoideus internus war bei *Echidna* zu finden, auch nach den myologischen Befunden nicht zu erwarten. Durch den Mangel eines N. pterygo-spinosus erweist sich *Echidna* noch ärmer als *Ornithorhynchus*; der N. tensor veli palatini (falls er bei *Ornithorhynchus* nicht mit dem N. pterygo-spinosus identisch ist) und der N. pterygoideus internus fehlen beiden Monotremen vollständig, während sie bei den anderen Mammalia gut entwickelt sind. Es sei hier bezüglich der Verflechtung der beiden Portionen des Ramus mandibularis trigemini noch ein Bündel (Fig. 23 *pmi V'*) erwähnt, welches aus dem Ram. ventralis kam und ferner, unter Begleitung eines anderen aus dem Ganglion Gasseri stammendem Bündels (Fig. 23 *pmj V'*), sensible Fäden mit sich brachte, den N. alveolaris inferior durchbohrte und sich dem N. detrahens mandibulae anschloss.

B. Ramus dorsalis s. lateralis.

(Fig. 22 *rd.*)

Der Ramus dorsalis kann als eigentliche Fortsetzung der Portio minor trigemini gelten. Er sendet keinen Ast ab, solange er sich an der ventralen Fläche des Ramus posterior nervi mandibularis befindet (Fig. 22); sobald er sich aber um den vorderen Rand der letztgenannten Wurzel des N. mandibularis gewendet hat und an der dorsalen Seite derselben angelangt ist (Fig. 24), fängt er an sich zu verästeln. Somit lässt er im Anfang seines Verlaufes das Bild eines einheitlichen Stammes deutlich erkennen. Der erste abgegebene Zweig schliesst sich dem N. buccinatorius an und tritt mit ihm aus dem Foramen ovale, löst sich aber danach wieder von ihm ab; es ist der N. temporalis profundus anterior.

4. Nervus temporalis profundus anterior.

(Fig. 21—24, 27 *ntpa.*)

Dieser Nerv, der für das Caput anterius des Musc. temporalis resp. für dessen bezügliche Derivate bestimmt ist, muss, um in die Bahn des N. buccinatorius eingelenkt zu werden, sich in einem spitzen Winkel biegen, weil der N. buccinatorius den R. dorsalis kreuzt. Er folgt dem N. buccinatorius auf der Strecke entweder durch den untersten Ursprungstheil des M. pterygoideus externus (dies wurde an der rechten Seite des untersuchten Exemplars constatirt) oder (dies fand sich an der linken Seite desselben) ventral-

wärts von den Mm. pterygoideus externus und temporalis anterior. Er wurde an der rechten Seite des Kopfes abgegeben, sobald der N. buccinatorius den hinteren Rand des M. temporalis anterior erreicht hatte, und versorgte diesen Muskel mit innervirenden Zweigen (Fig. 23, 27 *ntpa'*); an der linken Seite des Kopfes gab er diese Zweige ab, als er noch mit dem N. buccinatorius vereint verlief, und zweigte sich erst ab, als er den vorderen Rand des oben genannten Muskels erreichte. Die innervirenden Nerven drangen immer von der ventro-medialen Seite in den M. temporalis anterior ein. Hiernach setzte er an beiden Seiten des Kopfes auf die gleiche Weise seinen Weg fort, um die Pars orbitalis zu innerviren. Die Endzweige Fig. 23, 27 *ntpa''*) drangen von hinten und von der ventralen Seite her in die Pars orbitalis ein.

Der N. temporalis anterior versorgt jedoch nicht allein die P. orbitalis, sondern die Muskel abtheilung wird auch von dem N. temporalis profundus medius (*ntpmo*) innervirt. Diese doppelte Innervation wird weiter unten noch bei diesem beschrieben werden (p. 79 [375]); in Fig. 27 ist sie abgebildet.

5. Nervi pterygoidei externi[1]).
(Fig. 21—24, 27 *npte.*)

Diese Nerven treten gleich in einzelne Zweige vertheilt aus dem Ramus dorsalis unmittelbar vor dem N. masseterico-temporalis hervor.

An der linken Seite des Kopfes entsprangen diese kleinen Nerven von den Wurzeln verschiedener dorsaler Nerven. Der hinterste zweigte sich von dem N. detrahens mandibulae ab, der folgende von dem N. masseterico-temporalis und noch einer von dem N. temporalis profundus medius. An der rechten Seite des Kopfes konnte eine Anastomose zwischen einem von den Nn. pterygoidei externi und dem vorderen N. temporalis profundus medius notirt werden (Fig. 27). Die Fäden drangen theils am hinteren Rande und theils an der dorso-medialen Seite in den M. pterygoideus externus ein.

6 + 7. Ramus masseterico-temporalis et detrahens mandibulae.
(Fig. 24, 27 *rmtdm.*)

Er ist der stärkste von den Aesten des Ramus dorsalis und sammelt in sich Fäden für die Mm. detrahens mandibulae, temporalis, zygomatico-mandibularis und masseter.

Er entspringt mit mehreren Wurzeln, die sich schon innerhalb des Foramen ovale zu einem kurzen Stamm vereinigen. Ausser aus dem Ramus dorsalis bekommt er, wie schon oben (p. 77 [373]) erwähnt wurde, auch ein kleines Bündel aus dem Ramus ventralis (Fig. 23 *pmi V'*), das mit Fäden aus dem Ganglion Gasseri den N. alveolaris inferior durchbohrt. Das Ganglion Gasseri giebt auch ein noch kräftigeres Bündel (Fig. 24 *rs*) ab, das sich an die Nn. auriculo-temporalis, detrahens mandibulae und masseterico-temporalis vertheilt und bereits von Ch. Westling beobachtet worden ist[2]).

Hinsichtlich der Verbindungen mit dem sympathischen System (siehe auch oben p. 74 [370]) giebt die Fig. 24 Anschauung.

Nachdem der einheitliche Nervenstamm aus dem Foramen ovale getreten ist, gabelt er sich in seine beiden Aeste, den Nervus detrahens mandibulae (*ndm*) und den Nervus masseterico-temporalis (*nmt*), und setzt, dem Planum infratemporale angeschlossen, seinen Lauf schräg nach vorn und dorsalwärts fort (Fig. 24, 27).

---

1) Den hier in Betracht kommenden Nerven ist der Name „Nervi pterygoidei externi" gegeben worden. Als laterale Aeste des Ram. dorsalis n. masticatorii haben sie nichts mit einem N. pterygoideus internus zu thun; derselbe fehlt wie sein Muskel den Monotremen vollkommen (s. oben p. 75 [371] und p. 77 [373]).

2) Ch. Westling, 1889, p. 42: „Der Nerv zum M. digastricus max. inf." (unser M. detrahens mandibulae), „Fig. 2 (*Dg*) hat zwei Wurzeln, von welchen die eine mit dem N. auriculo-temporalis in Verbindung steht".

6. Nervus detrahens mandibulae.
(Fig. 15, 21—24, 27 *ndm.*)

N. digastricus maxillae inferioris: Westling.

Dieser zuerst abgegebene Ast erhält ausser der motorischen, aus dem Ramus dorsalis stammenden Wurzel (*ndm*) noch eine ihm bloss beigemengte sensible, welche von dem Ganglion Gasseri kommt (Fig. 24 *rs*) und mit dem N. auriculo-temporalis (Westling) und dem sympathischen Systeme in Verbindung steht und den Nervus detrahens danach wieder verlässt. An der linken Seite des Kopfes der ausgewachsenen *Echidna* war der N. detrahens mandibulae von einem N. pterygoideus externus eine kurze Strecke begleitet, wie bereits erwähnt wurde.

Der Nerv zweigt sich von dem hinteren Rande des gemeinsamen Ramus masseterico-temporalis et detrahens mandibulae ab, geht schräg nach hinten und lateralwärts, dem ventralen Rande des M. pterygoideus externus folgend und an dem hinteren Rande des Processus condyloideus des Unterkiefers vorbeiziehend, zu dem Musc. detrahens mandibulae, und zwar „an der Mitte des hinteren Randes des Muskels" (Westling, l. c. p. 42). Bei dem Beuteljungen wurde ein Verlauf zwischen dem Processus condyloideus des Unterkiefers und dem Meckel'schen Knorpel, also lateralwärts (resp. dorsalwärts) von dem Meckel'schen Knorpel beobachtet (Fig. 15).

Ueber die vergleichend-anatomische Bedeutung dieses Nerven vergl. die Ausführungen bei *Ornithorhynchus* (p. 61 [357]).

7. Nervus masseterico-temporalis.
(Fig. 21—24, 27 *nmt.*)

Er bildet den später abgegebenen Ast und kann als Fortsetzung des Ramus masseterico-temporalis et detrahens mandibulae gelten. Die Verlaufsrichtung wird auch nicht verändert.

Er verzweigte sich an der rechten Seite (Fig. 27) in 4 Hauptäste, von denen die beiden zuerst abgegebenen als zwei Nervi temporales profundi medii auftraten, während an der linken Seite wie bei *Ornithorhynchus* nur 3 Aeste, worunter bloss ein N. temporalis profundus medius, sich befanden.

Auf den N. temporalis profundus medius bezw. die Nn. temporales profundi medii folgte ein N. temporalis profundus posterior und endlich der N. suprazygomatico-massetericus.

a) Nervus temporalis profundus medius (Fig. 8, 21—24 *ntpm*; Fig. 27 *ntpm'*, *ntpm''*).

Der N. temporalis profundus medius resp. die Nn. temporales profundi medii entsprechen bezüglich ihrer Innervationsverhältnisse insofern nicht ganz ihrem Namen, als sie ausser innervirenden Zweigen für das Caput medium (*ntpm'*) auch solche für die wahrscheinlich doppelt versorgte Pars orbitalis (*ntpmo*) und für das Caput posterius bringen. An der linken Seite des Kopfes der ausgewachsenen *Echidna* (Fig. 8) waren alle Fäden in einem Stamme vereinigt, der dem Planum infratemporale angeschmiegt und fast parallel mit dem dorso-lateralen Rande des M. pterygoideus externus schräg nach vorn und oben verlief (Fig. 8), bis er die Ursprungsgegend des letztgenannten Muskels erreichte. Auf dieser Strecke gab er viele Zweige ab, von denen der am frühesten sich ablösende gerade nach oben (dorsalwärts) verlief, um hintere Theile des Cap. medium zu versorgen und mit dem N. temporalis profundus posterior zu anastomosiren. Die später abgehenden Zweige bekamen einen successive mehr rostralwärts zunehmenden schrägeren Verlauf, um mittlere und vordere Theile des C. medium zu innerviren. Alle Endzweige dringen von der medialen Seite her in das C. medium hinein. In der Ursprungsgegend des M. pterygoideus externus verläuft der N. temporalis profundus medius an der lateralen Seite dieses Muskels, wobei er der unteren

Ursprungslinie des Caput medium treu folgt (Fig. 8), und dringt von der latero-ventralen Seite her in die bei *Echidna* mit dem C. medium verwachsene Pars orbitalis hinein. An der rechten Seite des Kopfes war die Vertheilung der peripherischen Zweige der Nn. temporales profundi medii (Fig. 27) dieselbe wie links, nur mit dem kleinen Unterschiede, dass der hintere N. temporalis profundus medius (*ntpm''*) auch einen feinen Nervenfaden zu dem C. posterius sandte. Im Uebrigen war der Verlauf der Endzweige auf beiden Seiten der gleiche.

b) N. temporalis profundus posterior (Fig. 8, 21, 22, 27 *ntpp*).

Der N. temporalis profundus posterior ist im Verhältniss zu dem N. temporalis profundus medius schwach. Er zweigt sich von seinem Hauptstamme etwas später ab, wie auf Fig. 27 zu ersehen ist, geht anfangs nach oben, biegt sich aber dann mehr und mehr nach hinten. Seine peripherischen Zweige giebt er hauptsächlich dem C. posterius ab, sendet aber auch einen Zweig nach oben und vorn zu dem C. medium.

An der linken Seite des Kopfes kam auch eine Anastomose zwischen dem N. temporalis profundus posterior und dem hintersten Zweig des N. temporalis profundus medius zur Beobachtung (Fig. 8). Unser Nerv ist also kein reiner N. temporalis profundus posterior.

Die Innervation des M. temporalis durch die Nn. temporales profundi giebt ein vollkommen treues Bild von dem in der einen Hinsicht in seine Köpfe gesonderten, in der anderen einheitlichen Muskel. Die gemeinsame Herrschaft, welche die Nerven auf die Abtheilungen des M. temporalis ausüben, deutet auf Zusammenhang zwischen den Muskelpartien.

Der einzige Theil, der einen eigenen Nerv (den N. temporalis profundus anterior, *ntpa'*) besitzt, ist der M. temporalis anterior, *mta* (M. pterygoideus internus: Fewkes, Westling, Leche). Dieser Theil hat sich von dem gemeinsamen Verbande am meisten emancipirt. Er hat indessen ein kleines Bruchstück, die Pars orbitalis, dem übrigen M. temporalis noch überlassen. Ueberhaupt zeigen die Innervationsverhältnisse der ganzen Temporalismusculatur von *Echidna* eine grosse Uebereinstimmung mit der bei *Ornithorhynchus*.

c) Nervus suprazygomatico-massetericus (Fig. 7, 8, 21, 27 *nm*).

Der Gipfel des Ramus dorsalis der Portio minor trigemini verläuft, wie schon gesagt, anfangs mit seinen Nachbarnerven, den Nn. temporales profundi posteriores, zusammen an der medio-dorsalen Fläche des M. pterygoideus externus, verlässt ihn aber schon, bevor er die Mitte des eben erwähnten Muskels erreicht hat. Er verfolgt zunächst noch den eingeschlagenen Weg, giebt den N. zygomatico-mandibularis ab und erreicht als N. massetericus den oberen Rand des M. pterygoideus externus, wo er eine scharfe Wendung nach aussen und abwärts macht und zwischen die Mm. pterygoideus externus und masseter gelangt.

α) Nervus zygomatico-mandibularis s. suprazygomaticus (Fig. 7, 8, 27 *nzm*).

Er zweigt sich gleich beim Austritt von dem N. massetericus ab oder ist durch zwei Nerven vertreten, die zwar getrennt, aber nahe aneinander von dem Stamme des N. massetericus ausgehen. Sie begeben sich zu dem M. zygomatico-mandibularis. Der erste dringt in die Spalte zwischen den Partes temporalis und masseterica musc. zygomatico-mandibularis und giebt beiden Muskelabtheilungen innervirende Nerven ab. Der zweite noch kleinere Nerv geht zu der Pars masseterica musc. zygomatico-mandibularis. Die Nerven dringen in diese von hinten hinein.

β) Nervus massetericus (Fig. 7, 8 *nm*).

Nach Abgabe des N. zygomatico-mandibularis setzt der N. massetericus seinen Verlauf nach aussen fort und gelangt an die ventro-laterale Seite des Unterkiefers. Er innervirt hier von der dorsalen resp. medialen Seite her den M. masseter.

Der innige Zusammenhang, welcher zwischen dem N. massetericus und einigen Nn. temporales profundi bei *Echidna* waltet, weist auf einen ursprünglichen innigeren Zusammenhang dieser Componenten der Hauptgruppe des Musc. masseterico-temporalis hin.

II. Ramus posterior (sensibilis) nervi mandibularis.

Obschon ich meine Aufmerksamkeit nicht specieller auf den sensiblen Theil des Trigeminus von *Echidna* gelenkt habe, so konnte ich ihn doch nicht ganz ausser Acht lassen. Darum will ich hier ganz kurz recapituliren, was bei der Präparation sich ergab, und die Lücken so gut wie möglich aus der mir zur Verfügung stehenden Literatur auszufüllen versuchen.

Ebenso wie bei *Ornithorhynchus* ist die sensible Wurzel des Ramus III. trigemini bei *Echidna* bedeutend stärker als die motorische, doch dominirt sie lange nicht so bedeutend wie bei *Ornithorhynchus.*

Ferner zeigt sie hier ein etwas complicirteres topographisches Verhalten als bei dem Wasser-Monotremen, indem die Bündel, welche die Aeste des Ramus posterior von *Echidna* zusammensetzen, in dem Hauptstamme, bevor sie auseinander treten, nicht wie bei *Ornithorhynchus* (cf. p. 64 f. [360 f.] und Fig. 20 *rp V'''*) in einer Reihe lose neben einander geordnet sind, sondern schon früh die Neigung zeigen, sich innig zu verflechten (Fig. 23). Dann, fast mit einem Male, lässt der Ramus posterior beim Austritt aus dem Foramen ovale seine meisten Aeste nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen, wie auch Verbindungen mit einander und mit Zweigen des Ramus anterior (Plexus Santorini) eingehen. Seine Aeste sind übrigens die gleichen wie bei *Ornithorhynchus*, nämlich, von hinten nach vorne gezählt, die Nervi auriculo-temporalis (*nat*), submentalis (*nsbme*), alveolaris inferior (*nai*), lingualis (*nl*) und buccinatorius (*nb*); der N. submentalis giebt aber durch intime Verbindung mit dem motorischen N. mylo-hyoideus grösstentheils seine Selbständigkeit auf (s. bei diesem oben, p. 77 [373]).

1. Nervus auriculo-temporalis.
(Fig. 21—24 *nat.*)

Der hinterste unter den Aesten des Ramus inferior n. mandibularis geht früh, d. h. „schon vor dem Austritte aus dem Schädel vom Stamme ab“ (Ch. Westling, p. 42) und nimmt gegenüber den Nn. alveolaris inferior und lingualis eine dorsale Lage ein. Er wird von hinten her von Wurzeln des N. tensor tympani und von sympathischen Nervenzweigen umfasst und bildet mit den Nn. submentalis und alveolaris inferior ein lockeres Geflecht. Aus dem Schädel getreten, geht der Nerv zuerst abwärts, passirt hierbei in ventraler Richtung den Musc. detrahens mandibulae und macht darauf eine Biegung in latero-dorsaler Direction. Er giebt dabei Zweige an die Glandula parotis, sowie den äusseren Gehörgang, Ramus auricularis anterior, ab und theilt sich hierauf in zwei Hauptäste, den Ramus temporalis und den Ramus malaris. Der Ramus temporalis verzweigt sich intensiv in der Haut des seitlichen Schädeldaches. Der Ramus malaris begiebt sich vorwärts zu den Lippen und kreuzt auf seinem Wege den N. facialis, mit dem er anastomosirt (s. Ch. Westling, l. c. p. 43, Fig. 2 *r. a*).

2. Nervus submentalis.

(Fig. 21—24 *nsbme.*)

Bei *Echidna* ein wenig selbständiger Nerv. Er beginnt, wie bereits bei Besprechung des Nerv. mylo-hyoideus (p. 75—76 [371—372]) angegeben wurde, mit mehreren verstreuten Anfängen (Wurzeln), und zwar meist zwei bis drei Wurzeln von dem N. auriculo-temporalis (*nsbme'*, *nsbme''*), einer Wurzel von dem N. buccinatorius (*nsmbe'''*) und einer Wurzel von dem N. alveolaris inferior (*nsbme''''*). Diese Wurzeln vereinigen sich unter mehr oder minder ausgesprochener Plexusbildung, ohne aber zu einem einheitlichen Stamm des N. submentalis zusammenzutreten mit dem motorischen N. mylo-hyoideus (*nmh*) und bilden gemeinsam mit diesem einen einheitlich erscheinenden Nerven, Nervus mylo-hyoideus et submentalis (*nmh* + *nsbme*). Von dem vorderen Aste desselben löst sich dann der sensible Antheil (*nsbme*) ab, um sich in der Haut der Kinngegend zu verbreiten (s. oben sub N. mylo-hyoideus von *Echidna*, p. 77 [373]).

Der Nerv unterscheidet sich somit nicht unwesentlich von dem von *Ornithorhynchus*, indem er die dort noch ziemlich gewahrte Selbständigkeit gegenüber dem N. mylo-hyoideus und zugleich als einheitlicher Nerv bei *Echidna* aufgegeben hat und hier einerseits durch einzelne von den sensiblen Nachbarästen abgegebene Wurzeln vertreten wird, andererseits mit dem N. mylo-hyoideus einen innigen Verband eingeht, der an die Verhältnisse bei gewissen höheren Säugethieren erinnert (vergl. auch p. 66 [362]).

3. Nervus alveolaris inferior.

(Fig. 21—24 *nai.*)

Nach Ch. Westling (1889, p. 42) „treten die Nn. lingualis und mandibularis (seu N. alveolaris inferior) vereint aus dem Foramen ovale". Hierzu ist zu bemerken, dass der N. alveolaris inferior nicht nur mit dem N. lingualis, sondern auch mit den Nn. auriculo-temporalis, submentalis resp. mylo-hyoideus et submentalis und buccinatorius gemeinsame Wurzeln besitzt, obwohl die letztgenannten drei Nerven sich schon früh von dem Verbande mit dem N. alveolaris loslösen [1]).

Ausserhalb des Schädels geht der N. alveolaris inferior als 0,8 mm breiter, einheitlicher Stamm nach vorn und etwas nach aussen, wobei er eine Strecke von den Nn. lingualis und buccinatorius begleitet wird und dorsal resp. medial von dem M. temporalis anterior verläuft, dringt in den Canalis mandibularis und setzt sich in seiner Hauptrichtung nach vorn fort, indem er hierbei mit seinem Partner von der Gegenseite etwas convergirt.

4. Nervus lingualis.

(Fig. 21—24 *nl.*)

Der Nervus lingualis von *Echidna* ist im Vergleich zu demjenigen von *Ornithorhynchus* stark, aber schwächer als der N. alveolaris inferior, an dessen medialer Seite er aus dem Foramen ovale heraustritt. Er steht, ausser mit dem eben genannten Nerven, auch mit dem N. buccinatorius (Fig. 22 bei *ab*) in Zusammenhang. Seine durch mehrfache sympathische Elemente verstärkten Fasern sammelt er allmählich aus dem Plexus der Chorda tympani (*cht*) und nimmt auch diesen Nerven in sich auf. Weiterhin dringt er (Ch. Westling, l. c. p. 41—43) „durch die tiefe Portion des M. mylo-glossus Fewkes (M. mylo-hyoideus) an der Insertion derselben, liegt danach in vielen Schlingen zwischen dem M. genio-glossus und den dorsal von diesem gelegenen Muskeln, worauf der Nerv, nachdem er einen Verbindungsast zum N. hypo-glossus abgegeben hat, zum Zungenrücken zieht".

---

1) Der Zusammenhang des N. alveolaris inferior mit dem N. auriculo-temporalis ist bei *11*, der mit dem N. mylo-hyoideus resp. N. mylo-hyoideus et submentalis bei *4* und der mit dem N. buccinatorius bei *12* in Fig. 23 dargestellt. Die letztgenannte Verbindung ist auch beim Menschen als Anomalie von Turner beobachtet worden (siehe Henle, Nervenlehre, p. 387).

5. N e r v u s b u c c i n a t o r i u s. (Fig. 21—24 *nb.*)

Die Wurzeln des N. buccinatorius sind im Stamme des Ramus inferior dorso-medialwärts von dem Ursprung des N. alveolaris inferior zu suchen.

Einige von den Ursprungsbündeln des N. buccinatorius kreuzen den motorischen Ramus dorsalis rami anterioris s. masticatorii und verwachsen mit ihm, d. h. mit dessen N. temporalis profundus anterior, zugleich unter Betheiligung der Nn. pterygoidei externi. Dadurch kann der Schein entstehen, als ob der N. buccinatorius dem Ramus anterior angehöre. Diese Bündel des N. buccinatorius lösen sich aber weiterhin von den genannten motorischen Nerven und verbinden sich mit den übrigen Buccinatoriusbündeln.

Der Hauptheil der lateralen Bündel hat aber (cf. p. 82 [378]) mit dem N. alveolaris inferior den Schädel verlassen, ohne mit dem Ramus anterior in Verband zu treten.

Dass ausserdem noch einige Bündel des N. buccinatorius mit Bündeln des N. lingualis zusammenlaufen, wurde gleichfalls schon erwähnt (p. 82 [378]).

Der einheitliche, alle Ursprungsbündel vereinigende Stamm des N. buccinatorius dringt entweder durch den unteren Ursprungstheil des M. pterygoideus externus oder geht medial von ihm und weiter nach vorn medialwärts von dem M. temporalis anterior durch die Sehne der Pars orbitalis m. temporalis und „über der Glandula sublingualis zur Mundschleimhaut“ (CH. WESTLING)[1]).

III. Osteologischer Theil.

Dieser Abschnitt behandelt nur die M a n d i b u l a, wobei die Anheftungen der Musculatur an derselben in erster Linie zur Sprache kommen.

Auf eine Darstellung des Schädels von *Ornithorhynchus* und *Echidna* konnte um so mehr verzichtet werden, als darüber bereits die ausführlichen und vortrefflichen Untersuchungen von J. F. VAN BEMMELEN (1901) in diesen Zoologischen Forschungsreisen veröffentlicht worden sind und als auch des weiteren eine eingehende Behandlung der Entwickelungsgeschichte des Kopfes der *Echidna* von E. GAUPP in den gleichen Forschungsreisen zu erwarten steht. Einige Abbildungen auf Taf. LV + LVI illustriren die für die vorliegende Frage wichtigsten Verhältnisse des Schädels von *Ornithorhynchus* (Fig. 28, 29) und *Echidna* (Fig. 30), sowie einige die Gehörregion von *Ornithorhynchus* betreffende Details (Fig. 37, 38). (Vergl. auch VAN KAMPEN (1905). Ueber ähnliche Details bei *Echidna* berichtet DENKER in den Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III. Alle anderen Abbildungen beziehen sich auf den Unterkiefer von *Ornithorhynchus* (Fig. 31—34) und *Echidna* (Fig. 35, 36).

Mandibula.

A. *Ornithorhynchus anatinus.*

(Fig. 28, 31—34 *m.*)

Mit der Rückbildung der nach POULTON's und O. THOMAS' bekannter Entdeckung nur in der Embryonal- und Jugendzeit vorhandenen Zähne stimmt die Reduction des Unterkiefers überein. Jedoch ist derselbe bei *Ornithorhynchus* entsprechend seiner schwereren Nahrung nicht so schwach wie bei *Echidna.*

1) CH. WESTLING, 1889, p. 42: „Die Nn. lingualis und mandibularis treten vereint aus dem Foramen ovale; dies ist auch der Fall mit dem N. temporalis und einem Nerven (zunächst dem N. buccinatorius entsprechend), der über der Glandula sublingualis zur Mundschleimhaut geht.“

Ornithorhynchus besitzt dementsprechend auch secundäre Hornzähne, mit welchen er seine Nahrung zu zerquetschen im Stande ist, eine Arbeit, welche die vollkommen zahnlosen insectivoren Ameisenigel nicht ausführen können und auch nicht auszuführen brauchen.

Der Unterkiefer besteht aus zwei symmetrischen Hälften, welche durch Synchondrosis mit einander zusammengefügt sind. Die Kinnsymphyse ist jedoch, wie GIEBEL (p. 81) bemerkt, „eine weiche und bei der Präparation leicht lösbare". Der Winkel, welchen die Unterkieferhälften in der Kinnsymphyse mit einander bilden, ist ein ziemlich spitzer, wodurch der ganze Unterkiefer bedeutend schmäler als der Oberkiefer wird. Doch divergiren die beiden Hälften des Unterkiefers bei *Ornithorhynchus* weiter nach hinten als bei *Echidna*.

Dass die spitze Form des Kinnwinkels bei den Monotremen mit dem Mangel an Vorder- und Eckzähnen in Verbindung steht, ist selbstverständlich, denn dieser Mangel schliesst eine Abrundung des Kinnes aus.

Der Unterkiefer ist nicht bloss schmäler, sondern auch kürzer als der Oberkiefer (incl. Zwischenkiefer). Und die relative Grösse der Ober- und Unterkiefer bleibt auch dieselbe, wenn die Schnabelbildungen mitgerechnet werden.

An jeder Unterkieferhälfte können, wie gewöhnlich bei den Säugethieren, zwei Abschnitte unterschieden werden: ein vorderer Theil, Corpus, der, wenn keine Rückbildung desselben vorliegt, die Zähne trägt, und ein hinterer Theil, Ramus, der vorzugsweise den Kaumuskeln zum Ansatz dient. Ein unmittelbar hinter dem Alveolarfortsatze des grossen Molars durch das Foramen mandibulare posterius gezogenes Perpendikel markirt die Grenze zwischen diesen beiden Theilen. Das Corpus ist etwa 2mal länger als der Ramus.

a) Corpus.

Das Corpus trägt mit seiner vorderen Hälfte, d. h. mit seinem Mentaltheil, zur Stütze des für die Monotremen eigenthümlichen Schnabelgebildes bei und kann besondere Anpassungserscheinungen aufweisen. So macht bereits CUVIER (1810, p. 17) auf die Thatsache aufmerksam, dass „beim Schnabelthiere die Unterkieferhälften schon vor ihrem Ende zusammentreten, sich aber nachher wieder entfernen, so dass der Unterkiefer dadurch nach vorn gespalten erscheint".

MECKEL (1826) bemerkt[1]), dass das vordere Drittel des Corpus zu einer horizontal gestellten, plattgedrückten Knochenscheibe umgewandelt ist, welche Umwandlung von WESTLING (1889, p. 7) als eine Drehung nach aussen um die Längsaxe aufgefasst und deutlich pointirt wird. Keine Alveolarbildungen bedingen eine Entwickelung des Kinnes in der Richtung nach unten, weshalb das Kinn auch keine ventrale Kante besitzt, sondern nur einen hinteren Rand am Kinnwinkel und einen vorderen an den durch Knorpel verbundenen Mentalscheiben.

In welcher Weise das Knorpelgerüst des Schnabels an den knöchernen Mentalscheiben befestigt ist, darüber berichtet MECKEL (1826, p. 20) folgendermaassen: „Ubi sic inflecti atque in planum horizontale abire incipit, per trium linearum spatium tenui et molli cartilagine nexu laxissimo bina dimidia uniuntur. Spatium, inter extrema antica positum primo nonnisi tenui oris membrana et cellulosa expletur. Extremo anteriori ipsi apponitur cartilago semilunaris, duas lineas, in parte media, inter extrema penetrante etiam quatuor lata et labium inferius hac parte fulciens."

1) J. F. MECKEL, 1826, p. 20: „Valde humilis, in triente anteriore extrorsum flectitur et dilatatur, ut facie jam gaudeat superiore et inferiore, et dimidium dextrum a sinistro tribus lineis distet. Ubi sic inflecti atque in planum horizontale abire incipit, per trium linearum spatium tenui et molli cartilagine nexu laxissimo bina dimidia uniuntur."

An der Basis einer jeden Mentalscheibe, und zwar an deren lateraler Kante, befindet sich ein vorderer, langer und schmaler Hornzahn (*da*).

Die übrigen zwei Drittel des Unterkiefers nehmen eine normale Stellung ein, wie WESTLING (p. 7) bemerkt hat. Begreiflicher Weise hängt diese Stellung mit dem Kauen zusammen.

Hinter der Mentalscheibe bekommt das Corpus eine schlanke Gestalt und ziemlich cylindrische Form. Doch läuft längs der dorsalen Fläche eine scharfe Linie im sanften Bogen von aussen nach innen von dem vorderen zu dem molaren hinteren Hornzahn (*dm*). An dieser Kante ist die Wand der Wange festgeheftet. Das mittlere Drittel der Unterkieferhälfte trägt am hinteren Theil den grossen Hornzahn und ist zu dem Zwecke hier mit einer „länglichen Verbreiterung" (FLOWER, 1888, p. 227), d. h. mit einem sehr niedrigen Processus alveolaris (*pamd*) versehen, welcher eine entsprechend niedrige, aber in der Fläche sehr ausgedehnte Alveole besitzt. Unmittelbar unterhalb der inneren Kante der grossen Zahnalveole läuft die Ursprungslinie des M. mylo-hyoideus, Linea mylo-hyoidea (Fig. 34 *omh*), längs der hinteren zwei Drittel der Kante. Sie erstreckt sich sogar etwa 1 mm weit hinter die Alveole und liegt zugleich oberhalb des vorderen Theiles des Foramen mandibulare posterius (Fig. 34 *fmp*).

Dieses Loch [Foramen inframaxillare posterius von MECKEL [1]), Foramen postmandibulare von BRÜHL [2])], durch welches der N. alveolaris inferior in den Canalis mandibularis hineindringt, ist das grösste von den sonst auffällig grossen Oeffnungen des Kanales, welche Einrichtungen zu der riesigen Entfaltung der sensibeln Portionen des Trigeminus in Correlation stehen.

Der Canalis mandibularis verzweigt sich im Innern des Corpus und lässt demnach peripherische Aeste des N. alveolaris inferior durch drei Oeffnungen heraustreten. Für den zuerst, d. h. am meisten caudal heraustretenden Ast, den R. labialis n. alveolaris inferioris (Fig. 11 *rlnai*), öffnet sich an der lateralen Fläche des Corpus, unmittelbar vor und unter dem Processus alveolaris das Foramen mandibulare medium BRÜHL [3]) (Fig. 28 *fmm*). MECKEL [4]) nennt das Loch erstes, vorderes Mandibularloch und beschreibt es als das grösste von den Löchern, durch welches Zweige des N. alveolaris inferior zu Tage treten.

An der Mentalscheibe befinden sich zwei Löcher für durchtretende Blutgefässe und Zweige des R. mentalis n. alveolaris inferioris. An der ventralen Fläche nahe der medialen Kante der Scheibe öffnet sich das Foramen mandibulare anterius ventrale (Fig. 32 *fmav*, drittes vorderes Mandibularloch MECKEL [5]), Foramen praemandibulare BRÜHL) [6]), an der dorsalen, der Mundhöhle zugekehrten Seite das Foramen mandibulare anterius dorsale (Fig. 31 *fmad*, zweites vorderes Mandibularloch MECKEL [5]), BRÜHL [7]), ovaler Ausgang des Mandibularkanals). Diese beiden Löcher laufen in Rinnen aus, die unweit des vorderen Randes des Corpus mandibulae reichen.

In der Gegend des Foramen mandibulare posterius geht, wie gesagt, das Corpus in den Ramus über.

---

1) J. F. MECKEL, 1826, p. 63, Taf. 12, Fig. *XII*, 4.

2) BRÜHL, 1891, Taf. XIII, Fig. 2 *Jfb*.

3) BRÜHL, 1891, Erklär. d. Taf. XIII Fig. 2 *Jfγ*.

4) J. F. MECKEL, 1826, p. 20: „Foraminibus ramo inframaxillari, nervi divisi, maximo, respondentibus, maxilla gaudet quatuor. . . . Antica, quibus nervi rami exeunt, tria adsunt, primum, maximum ante et infra dentem molarem in facie externa positum."

5) MECKEL, 1826, p. 20—21: „Foraminibus ramo inframaxillari, nervi divisi, maximo, respondentibus, maxilla gaudet quatuor. . . . . Antica, quibus nervi rami exeunt, tria adsunt, ... Secundum, minimum in media synchondrosi in facie interna incipiens et in sulcum subito abiens ad extremum maxillae anticum continuatum; tertium, primo haud multo minus, in facie externa exacte ante synchondrosin positum, sulco majore ad finem maxillae tendens.

6) BRÜHL, 1891, Taf. XIII, Fig. 2 *a*.

7) BRÜHL, 1891, Taf. XV, Fig. 16 *ca.mdb*.

b) Ramus.

Der Ramus entspricht dem hinteren Drittel des Unterkieferastes. Er fängt gleich an, sich allmählich nach oben zu biegen, ohne jedoch mit dem hinteren Ende, d. h. dem Capitulum mandibulae, hoch zu reichen. Diese unbedeutende Erhebung des Ramus mandibulae hängt mit der niedrigen Gaumenbildung zusammen. In der Wurzelgegend ist der Ramus dick und sendet sowohl nach innen wie nach aussen Vorsprünge, welche in der Literatur als „Processus coronoidei" bezeichnet worden sind.

Der vordere und zugleich innere Vorsprung, Proc. coronoideus internus BRÜHL [1]), ist der grössere. Von lamellenartiger Form, ist er nach oben gekrümmt, nach innen und nach hinten gerichtet. Nach GIEBEL [2]) und FLOWER [3]) soll er allein den Kronenfortsatz vorstellen. Meines Erachtens ist dieser innere Vorsprung indessen nicht mit dem Proc. coronoides der echten Säugethiere vergleichbar. Denn man muss sich an die Thatsache erinnern, dass bei den echten Säugethieren der M. temporalis den Proc. coronoides umfasst, weshalb auch der besagte Vorsprung von einigen Autoren als Proc. temporalis bezeichnet worden ist. Bei *Ornithorhynchus* wird jedoch der „Processus coronoides internus" von der Bündelgruppe des M. temporalis nicht umfasst. Das Insertionsgebiet des M. temporalis ist vielmehr zum grössten Theil an die dorsale Fläche des Ramus mandibulae zwischen den „Processus coronoidei" verlegt (Fig. 31). Man sieht nämlich an dieser Fläche zwei rauhe Stellen, von welchen die vordere und mediale (*ipot*) an der Wurzel, nicht an der Spitze, des „Pr. coronoideus internus" sich befindet. Hier inserirt die Pars orbitalis (Fig. 4 *pocat*), eine Abtheilung des M. temporalis, welche hauptsächlich von dem N. temporalis profundus anterior innervirt wird. Bei den Säugethieren setzt sich aber das Homologon dieser Muskelabtheilung gewöhnlich an der medialen Fläche des P. coronoides, aber nicht wie hier an der dorso-lateralen Fläche fest. Keine Bündel des M. temporalis gehen bei *Ornithorhynchus* an die mediale Fläche des „Pr. coronoideus internus", nicht einmal die Pars sphenoidalis m. temporalis, die ebenfalls von dem N. temporalis profundus anterior innervirt wird; dieselbe findet bei *Ornithorhynchus* hinter dem fraglichen Processus in ganz normaler Weise Befestigung an der medialen Fläche des Ramus mandibulae (Fig. 34 *ipst*). Dagegen ist die Spitze des „Pr. coronoideus internus" von dem M. mylo-hyoideus eingenommen, welcher Muskel ein kräftiges Bündel von der ventromedialen Fläche des erwähnten Vorsprunges bekommt (Fig. 32, 34 *omh*), ihn durch ausgeübten Reiz unterhält und ihm vielleicht auch zur Ausbildung geholfen hat. Meiner Meinung nach würde der genannte Vorsprung demnach als eine besondere Erhebung der Linea mylo-hyoidea aufzufassen sein, weshalb ich ihn Processus mylo-hyoideus (Fig. 31, 32, 34 *pmh*) nenne.

Der hintere, laterale Vorsprung ist von BRÜHL als „Proc. coronoideus externus" bezeichnet worden. Unmittelbar medial von demselben findet sich der Insertionsbezirk der Capita medium et posterius des M. temporalis (Fig. 31 *cpmt*) an der dorsalen Fläche der Basis des Ramus mandibulae; dieser Insertionsbezirk nimmt die ganze Dorsalfläche des genannten Vorsprunges auf. Zugleich ist bei *Echidna* gerade dieser Vorsprung der einzige, an welchem Bündel des M. temporalis inseriren. Ich stehe daher nicht an, MECKEL [4]) recht zu geben, wenn er diesen Vorsprung mit dem P. coronoides der höheren Säugethiere identificirt, und benenne ihn dem entsprechend Processus coronoides (Fig. 3, 12, 28, 32 *pc*).

Hinsichtlich der Insertion des M. temporalis ist jedoch zu bemerken, dass dieser Muskel bei *Ornithorhynchus* seine Bündel nicht auf einen engen Bereich concentrirt, sondern sich mit zerstreuten Bündeln an den dorsalen und medialen Flächen des Ramus ausbreitet, wo sie an einem ziemlich umfangreichen

1) BRÜHL, 1891, Taf. XIII, Fig. 2 *jf*.
2) GIEBEL, 1875, p. 84: „Der Kronenfortsatz bildet einen kleinen innen gelegenen Höcker."
3) W. H. FLOWER, 1888, p. 227. „Der Kronenfortsatz ist klein und stark nach innen gerichtet."
4) J. F. MECKEL, 1826, p. 20: „Processus coronoideus brevissimus, fere nullus, infra ipsum in facie externa cavum coecum."

Gebiete Insertion gewinnen. Diese Insertionsart entspricht vollkommen dem ausgedehnten Ursprunge am Schädel, wo die schwach entwickelten wenig voluminösen Sinnesorgane (Augen und Ohren) den Platz nicht in dem Maasse beschränken, wie dies oft bei den höheren Säugern vorzukommen pflegt. Diese Anordnung gemahnt an relativ noch unentwickelte Zustände.

Die Basis des Ramus ist übrigens ausgehöhlt durch die von der lateralen Seite her unterhalb des Pr. coronoides eindringende, ungemein tiefe, trichterförmige Fossa mandibularis (Fig. 28 *fm*), die bis unter das hintere Ende des Processus alveolaris des grossen Hornmolaren reicht und hier lateral von dem Canalis mandibularis blind endet. Ihre nach vorn gehende kanalartige Ausdehnung im Unterkiefer ist auf Fig. 28 durch eine punktirte Grenzlinie angegeben (*fm*). Mit dem Canalis mandibularis steht sie mittelst eines Loches (Fig. 28 *ccm*) in Verbindung, durch welches Blutgefässe ihren Weg finden. An den Wänden der Fossa mandibularis inseriren Muskelbündel (*ppzm''*), die jene Grube vollständig ausfüllen. MECKEL hat zuerst diese ungewöhnliche Insertion beobachtet, befindet sich aber in Unklarheit, woher die Bündel stammen; er führt sowohl den M. temporalis [1]) als den M. masseter [2]) an. GIEBEL [3]) hat erkannt, dass es sich hier um den letzteren Muskel handelt. Ich habe diese, in den Unterkieferknochen eindringende Muskelabtheilung im myologischen Abschnitt als Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis (Fig. 2, 3 *ppzm*) beschrieben. In der Insertionsgegend wird diese Muskelportion an ihrer lateralen Fläche von dem M. masseter (Fig. 1, 13 *mmr*) bedeckt, welcher zu dem äusseren Rande der Fossa mandibularis und zu einer rauhen, unterhalb des Pr. coronoides an der Basis rami mandibulae befindlichen Stelle (Fig. 28 *immr*) geht und sich da festsetzt.

Ausserdem sollen diejenigen Bündel der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis nicht vergessen werden, die in Fig. 3 mit *ppzm'* bezeichnet sind. Dieselben inseriren dorsal gegenüber den übrigen Bündeln (*ippzm''* der P. posterior musc. zygomatico-mandibularis) an dem Rande der medialen Knochenwand der Fossa mandibularis an einer daselbst befindlichen schwachen Erhebung (Fig 31 *ippzm''*).

TOLDT führt als Insertionsstelle des ganzen M. zygomatico-mandibularis bei Säugethieren die an der lateralen Fläche des Ramus mandibulae befindliche Linea obliqua an.

Der dorsale Rand des Ramus mandibulae resp. die Kante der medialen Wand der Fossa mandibularis bei *Ornithorhynchus* entspricht wohl dieser Linea obliqua der höheren Säugethiere. Demnach würden bei *Ornithorhynchus* nur die Bündel *ppzm'* allein der ganzen P. posterior musc. zygomatico-mandibularis (d. i. der hinter dem N. massetericus befindlichen Abtheilung dieses Muskels) bei höheren Säugethieren entsprechen, und die übrigen Bündel *ppzm''*, die in die Fossa mandibularis eindringen, dem Schnabelthier eigenthümlich sein.

Dies stimmt auch sowohl mit dem überwiegend lateralen Ursprung als auch mit der exceptionell ventro-rostralen Insertion dieser letzteren Bündel bei *Ornithorhynchus* überein. Die Kante der lateralen Wand der Fossa mandibularis des *Ornithorhynchus* würde der Linea masseterica der höheren Säugethiere zu vergleichen sein, an welcher Kante der M. masseter inserirt. Es ist hier zu bemerken, dass keine Bündel der Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis bei *Ornithorhynchus* an diesem Rand inseriren, weshalb sie auch nicht dem M. masseter zugetheilt werden können.

Wenn man nun in Acht nimmt, dass der M. zygomatico-mandibularis (besonders sein hinterer Theil) dem von den Autoren als Portio profunda des M. masseter bezeichneten Muskelgebilde, und der Masseter des *Ornithorhynchus* der sogenannten Portio superficialis musc. masseteris bei den höheren Säugethieren entsprechen, so wird die gegenseitige Stellung und Beziehung dieser Abschnitte des M. masseterico-temporalis in aller ihrer Eigenthümlichkeit klar.

---

1) MECKEL, l. c. p. 20: „Processus coronoideus brevissimus, fere nullus, infra ipsum in facie externa cavum coecum, duas lineas latum et altum, ad quatuor longum antrorsum directum, musculi temporalis extremo anteriore repletum."

2) MECKEL, 1826, p. 41: „Masseter fortissimus est, triangularis, a zygomatis facie externa oriundus, a meatu auditorio ad quatuor lineas ante oculum usque protensus maxillae inferioris rami posterioris margini inferiori, faciei externae maximae parti, processulo coronario et foveae externae insertus."

3) C. G. GIEBEL, 1875, p. 84: „Die Massetergrube dringt tief trichterförmig bis zum Backzahne in den horizontalen Ast ein."

Ich erblicke in dieser Gruppirung der Bündel der fraglichen Muskelgebilde eine beginnende Kreuzung von Schichten des M. masseterico-temporalis, welche Erscheinung innerhalb der Säugethierklasse gewöhnlich und bei den lebendig gebärenden Säugethieren weitergeführt ist (vergl. mit den Excursen in dem myolog. Abschnitte, p. 13—14 [309—310]).

Auffallend ist dabei der Mangel eines Angulus mandibulae bei *Ornithorhynchus*, wenn nicht vielleicht eine ganz unbedeutende Erhebung (Fig. 28, 34 *am*?) an der inneren Fläche des Ramus dem Angulus mandibulae von *Echidna* entspricht. Sie liegt, wie bei *Echidna*, unterhalb des hinteren Theiles des Insertionsbezirkes der Pars sphenoidalis m. temporalis. Der Angulus mandibulae kommt ja in der Regel in mehr oder weniger stattlicher Ausbildung bei den recenten Säugethieren wie bei den ausgestorbenen Säugethierformen der Tertiärzeit vor und scheint in Relation zur Stärke und zur schrägen Stellung des M. masseter und des M. pterygoideus internus zu stehen. Die Organisationsverhältnisse von *Echidna* zeigen jedoch, dass der M. pterygoideus internus ursprünglich nicht zur Ausbildung des Angulus beigetragen haben kann, weil er bei *Echidna* fehlt. Anstatt dieses Muskels tritt ein sogenannter M. temporalis anterior bei *Echidna* auf und wirkt als Synergist des M. masseter resp. der Pars anterior m. masseteris. Der doppelte Reiz, welcher von den beiden Synergisten auf den Unterkieferknochen ausgeübt wird, bringt bei *Echidna* einen Vorsprung, eben den Angulus mandibulae, zur Ausbildung. Wahrscheinlich war hier auch der M. detrahens mandibulae bei der Ausbildung des Angulus betheiligt. Bei *Ornithorhynchus* ist es noch nicht zu einer so concentrirten combinirten Muskelwirkung gekommen, und deshalb fehlt diesem Thiere ein deutlicher Angulus mandibulae. Die beiden hier in der Frage stehenden Muskeltheile: die Pars sphenoidalis des M. temporalis und der M. masseter, können bei dem Schnabelthiere nicht auf die gleiche Stelle, nämlich die innere Wand der Fossa mandibularis, einwirken, denn die ungewöhnlich kräftige Pars posterior des M. zygomatico-mandibularis dringt zwischen die genannten Muskeltheile und trennt sie von einander ab. Es wird nur die Pars sphenoidalis des M. temporalis sein, die auf die innere Knochenwand der Fossa mandibularis, und zwar auf die innere Fläche dieser Knochenwand, Reiz ausüben kann. Doch erstreckt sich ihre Wirkung nicht bis zu dem ventralen Rande des Ramus. Nicht einmal der Musc. pterygoideus externus, der eine dünne Bündelreihe so weit ventral- und vorwärts an den Ramus mandibulae sendet, dass er, wie die Fig. 34 bei *ipte* zeigt, unterhalb der Pars sphenoidalis m. temporalis reicht, kann auf die vorn angedeutete Erhebung einwirken. Die Entstehung der besagten Erhebung ist hier sicherlich mit der Wirkung des M. detrahens mandibulae in Verbindung zu bringen. Es scheint somit, als ob der erste Anstoss zur Bildung eines Processus angularis an dem Unterkiefer von dem M. detrahens mandibulae gegeben worden wäre, und dass ferner noch der kräftige Reiz von zwei Synergisten (zuerst die Mm. masseter und temporalis anterior, später die Mm. masseter und pterygoideus internus) nothwendig gewesen sei, um die Weiterentwickelung des angelegten Vorsprunges zu befördern und sie zu der stattlichen Ausbildung zu bringen, welche der besagte Knochenvorsprung bei den nicht-monotremen Säugethieren besitzt.

Vor der kleinen Erhebung *ippzm'* (Fig. 31) an dem oberen Rande der Knochenwand der Fossa mandibularis geht der N. massetericus anterior über den dorsalen Rand des Unterkiefers. An der entsprechenden Stelle ist bei den höheren Säugethieren bekanntlich ein Ausschnitt, die Incisura semilunaris, im Dorsalrande des Unterkiefers zu finden. Bei dem Schnabelthiere kommt es hier aber im Gegentheil gerade zu einer, wenngleich ganz minimalen, Erhebung.

Der Vordertheil der inneren Wand der Fossa mandibularis entspricht noch der Wurzel des Ramus, aber der Hintertheil dieser Knochenwand geht allmählich in einen Processus condyloides über, der mit einem leicht nach oben gebogenen, seitlich plattgedrückten Collum mandibulae beginnt und nach MECKEL[1]) mit einem sehr grossen, quer verbreiterten, convexen Condylus s. Capitulum mandibulae endet. An der inneren Fläche des Collum steigt der Insertionsbezirk des M. pterygoideus externus (Fig. 34 *ipte*) nach oben und hinten (dorsal-caudalwärts) und erreicht, nach hinten zu allmählich breiter werdend, den dorsalen Rand des Collum und schliesslich auch die vordere, untere (rostro-ventrale) Fläche des Capitulum mandibulae (Fig. 31, 33, 34). Diese ungemein langgestreckte Insertionsfläche weist auf eine unvollständige Concentrirung der Muskelfasern hin und stimmt gut mit der mannigfaltigen, wenig speciali-

1) J. F. MECKEL, 1826, p. 20: „Ramus adscendens vix adscendit, et condylo maximo, transverso, convexo terminatur."

sirten Arbeitsleistung überein, welche der Muskel ausübt (siehe Näheres im myologischen Abschnitt p. 19—20 [315—316]).

Längs des ventralen resp. ventro-caudalen Randes des Ramus mandibulae von seiner Wurzel bis zu der hinteren Fläche des Capitulum mandibulae heftet sich der M. detrahens mandibulae an einer Insertionsfläche (Fig. 28, 32, 34 *idm*) an, die zugleich ein wenig auf die mediale und laterale Seitenfläche des Ramus übergreift. Am besten wird deshalb die Insertion des Muskels an der Ventralansicht des Unterkiefers zu sehen sein (Fig. 32), wo sie bis unter die Insertio musc. masseteris (*immr*) reicht, sie ist aber auch an der Aussen- und Innenseite des Unterkiefers wahrnehmbar.

Hervorgehoben sei noch eine am hinteren Theil des Capitulum mandibulae befindliche kleine Stelle (Fig. 28 *omdm'*) hinter der Insertion des M. pterygoideus externus; dieselbe dient dem Ursprunge des im myologischen Theile erwähnten accessorischen Bündels (Fig. 3 *mdm'*) des M. detrahens mandibulae (vergl. auch p. 18—19 [314—315]).

Der starke Condylus ist doppelt convex oder, wie Giebel (1875, p. 84) sich treffend ausdrückt, „pilzförmig“ und gestattet deshalb mehr oder weniger alle Arten von Bewegungen nach drei Richtungen, also ausser der verticalen Hebung und Senkung der Mandibula noch ein Verschieben derselben in zwei Richtungen, namentlich seitwärts, wie auch vor- und rückwärts. — Hierzu kommt noch als completirendes Moment der Mangel hindernder Knochenvorsprünge in der Umgebung der kranialen Gelenkfläche. Zwar meint Meckel[1]), die Gelenkfläche sei nach hinten zu geschlossen. Ich finde aber an dieser Seite keine knöcherne Erhebung, die mit Sicherheit ein Gleiten des Gelenkkopfes nach hinten aufheben könnte, sondern nur einen, um die hintere Fläche des Gelenkkopfes und des Kieferhalses straff ausgespannten Muskel, den M. detrahens mandibulae, der ein gewisses Hinderniss gegen jene Bewegung bildet, aber sicher nicht eine so durchgreifende Wirkung ausüben kann, wie ein knöcherner Wall, wenngleich er, besonders an seiner nach dem Kiefer hin gewendeten Seite, mit einer auffallend starken bindegewebigen Umhüllung versehen ist.

Die Fossa articularis am Schädel ist wenig tief, weshalb das Mandibulargelenk des Schnabelthieres als ein lockeres Gelenk anzusehen ist. Der unspecialisirte Bau dieses Gelenkes stimmt vollkommen mit der noch wenig entwickelten Ausbildung der Unterkiefers und der noch wenig durchgeführten Differenzirung der Kaumuskeln überein.

B. *Echidna aculeata.*

(Fig. 7, 8, 35, 36 *m.*)

Giebel (1875, p. 81) bezeichnet den Unterkiefer von *Echidna* als den schwächsten unter den Kiefern der Säugethiere und leitet die rudimentäre Gestalt dieses Knochenbogens von dem Mangel an Zähnen ab.

Die beiden Hälften des Bogens berühren einander leicht in einer sehr schwachen Symphyse. Dabei nähern sie sich einander unter einem noch spitzeren Winkel als bei *Ornithorhynchus*, ein Umstand, der mit dem schmäleren Schnabel von *Echidna* und dem für die schlanke Fangzunge angepassten kleineren Maul dieses Thieres im Zusammenhang steht.

Westling (1889, p. 7) hat auf die eigenthümliche Lage des Unterkiefers von *Echidna* hingewiesen, wodurch dieses Säugethier von allen höheren Säugethieren merkbar abweicht. „Wir finden“, sagt die Autorin an der angegebenen Stelle, „somit, dass am vorderen Drittel des Unterkiefers die sonst den Seiten-

1) J. F. Meckel, 1826, p. 19: „Cavitas articularis pro maxilla inferiore transversa, concava, extrorsum, praecipue introrsum et retrorsum clausa, antrorsum aperta.“

flächen entsprechenden Theile hier zur Dorsal- resp. Ventralfläche geworden sind und dass die ventralen Kieferränder gegen einander gewandt sind; der hintere Theil des Unterkiefers hat eine schiefe Richtung, so dass der Processus angularis mit seiner Spitze medial-ventralwärts, anstatt wie gewöhnlich ventralwärts gerichtet ist, während der Processus coronoideus lateralwärts schaut."

Dieses eigenthümliche Verhalten, das zum Theil, d. h. mit Bezug auf die vordere Hälfte des Corpus mandibulae, auch bei *Ornithorhynchus* existirt, scheint nach Westling „nicht mit dem Fehlen der Zähne im causalen Zusammenhange zu stehen, da bei *Myrmecophaga* und *Manis* die Abwesenheit der Zähne keine veränderte Lage des Unterkiefers hervorbringt".

Ich glaube jedoch, dass der Mangel der Zähne bei *Echidna* indirect zur Veränderung der Lage des Unterkiefers beigetragen hat, weil er die Veränderung dadurch ermöglichte, dass er nicht für die Erhaltung der normalen, für das Kauen geeigneten Stellung in Wirkung trat. Die Anpassung des Kiefers an das Pressen und Festhalten der Zunge in weit hervorgestreckter Stellung zum Zwecke des Einsammelns von Insecten dürfte wohl als die directe und eigentliche Ursache der Lageveränderung des Unterkiefers anzusehen sein. Dass *Myrmecophaga* und Verwandte, sowie *Manis* mit ihren gleichfalls sehr stark zurückgebildeten Kiefern (Taf. LVII + LVIII, Fig. 44, *Tamandua*, und Fig. 47, *Manis*), obschon sie auf dieselbe Nahrungsweise wie *Echidna* angewiesen sind, doch bei dem Ergreifen der Nahrung im Speciellen etwas von *Echidna* abweichen, ist leicht möglich. Die genannten Edentaten brauchen wohl nur die Zungenmuskeln zur Fixirung der ausgeworfenen Zunge; *Echidna* dagegen führt dieselbe Arbeit durch combinirte Wirkung von Zungen- und Kaumuskeln aus. Dass *Myrmecophaga* und *Manis* ihre Kaumuskeln sehr wenig benutzen, kann man daraus schliessen, dass die Reduction dieser Muskeln vollständiger als bei *Echidna* durchgeführt worden ist.

Das Verhältniss zwischen Corpus und Ramus des Unterkiefers ist bei *Echidna* nicht dasselbe wie bei *Ornithorhynchus*. Das Corpus ist bei *Echidna* relativ länger als bei *Ornithorhynchus*, d. h. $2^2/_3$—3mal länger als der Ramus[1]). Doch ist das Corpus bei *Echidna* nicht so lang wie bei *Proechidna*, welches Thier unter den Monotremen den längsten Schnabel besitzt resp. erworben hat[2]). Die Grenze zwischen Corpus und Ramus ist unmittelbar vor dem Ansatze des M. temporalis zu ziehen[3]) und nicht durch das Foramen mandibulae posterius, welches Loch bei *Echidna* mehr nach hinten als bei *Ornithorhynchus* verlegt ist.

a) Corpus.

Das Corpus endet vorn mit einer kleinen, platten Mentalscheibe, die in derselben Art wie bei *Ornithorhynchus* von der Symphyse nach der Seite ausweicht, um eine breitere Basis für den knorpeligen Schnabel darzubieten. Längs seiner ganzen übrigen Länge ist das Corpus von cylindrischer Form, sehr schlank und leicht gebogen, mit ventro-medialer Convexität. Wie bei *Ornithorhynchus* wird es von dem Canalis mandibularis durchsetzt; dieser Kanal ist aber bei *Echidna* viel feiner als bei *Ornithorhynchus*, weil der in ihm verlaufende N. alveolaris inferior bei *Echidna* viel schwächer ist.

An dem dorso-lateralen Rande des hinteren Theiles des vorderen Drittels des Corpus befindet sich das Foramen mandibulare medium. Hinsichtlich der Zahl und der Lage der vorderen Mandibularlöcher bin ich aber unsicher.

1) Bei *Ornithorhynchus* ist das Corpus etwa 2mal länger als der Ramus (cf. 86 [382]).

2) Ueberhaupt ist Proechidna nigro-aculeata von Neu-Guinea eine mehr specialisirte Form, also das Gegentheil eines Vorgängers von *Echidna*, wie der ihr wenig glücklich gegebene Name anzudeuten scheint.

3) Toldt (1905, p. 29) findet den Uebergang des Körpers in den Ast an der Stelle des Kronenfortsatzes.

b) Ramus.

Hinten geht das Corpus unmerklich in den Ramus über, dessen Wurzel cylindrisch wie die des Corpus ist, aber bald sich abzuplatten und zu verbreitern beginnt.

Ferner trägt der Ramus die drei für den Säugethierkiefer charakteristischen Vorsprünge, Proc. coronoides, Proc. angularis und Proc. condyloides.

Der Proc. coronoides ist, wie gesagt, nach aussen gerichtet [1]; er ist klein und stumpf und bietet an der Dorsalfläche einigen Kaumuskeln Befestigung. Unmittelbar an und medial von der Spitze des Processus heften sich die Capita medium + posterius des Musc. temporalis an. Vor ihm breitet sich die, nach hinten und innen über den gewölbten Dorsalrand sich hinziehende Insertionsfläche der Pars orbitalis des M. temporalis (Fig. 35, 36 *ipot*) aus. Und im Bereiche des hinteren Theiles des Proc. coronoides und etwas hinter ihm findet sich eine flache Grube, in welcher der M. zygomatico-mandibularis sich festsetzt (*imzm*).

An der medio-dorsalen Fläche des Ramus, etwa gegenüber dem Pr. coronoides, also beinahe an derselben Stelle wie bei den höheren Säugethieren, öffnet sich das Foramen mandibulare posterius (Fig. 36 *fmp*).

Ueber diesem Loche giebt es keine Spur von einem Proc. mylo-hyoideus, der hier auch nicht zu erwarten ist, weil der Musc. mylo-hyoideus bei *Echidna* nichts mit dem Kiefer zu thun hat.

Das Verschwinden dieser beiden Körpertheile auf einmal ist auch ein Beweis dafür, dass sie als zusammengehörige Gebilde aufzufassen sind (cf. p. 86 [382]).

Hinter dem Foramen mandibulare posterius dehnt sich der kleine, aber deutliche Proc. angularis [2]) aus. Er giebt den Mm. masseter, temporalis anterior und detrahens mandibulae Befestigung. Der M. masseter heftet sich an der latero-ventralen Fläche des Processus (Fig. 8, 15 *immr*), der M. temporalis anterior an der medio-dorsalen Fläche (Fig. 36 *ita*) und der M. detrahens mandibulae an dem ventralen Rande und der Spitze dieses Vorsprunges an, wie auch an der lateralen Kante des hinteren Randes des Proc. condyloides (Fig. 8, 15 *imdm*). Die Insertionsflächen der Mm. masseter und temporalis anterior befinden sich somit einander gegenüber, und die Muskeln unterstützen deshalb einander. Der M. temporalis anterior spielt bei *Echidna* die Rolle eines M. pterygoideus internus, weshalb verständlich ist, dass beide Muskeln mit einander verwechselt wurden.

Im hinteren Theil des Ramus biegt sich der Proc. condyloides leicht nach aussen, wird allmählich schmäler und stellt ein cylindrisches Collum dar. Der dorsale Rand des Collum mandibulae wird von der Insertio musc. pterygoidei externi (Fig. 35, 36 *ipte*) umfasst. Die Insertionsfläche dieses Muskels greift vollständiger auf die medio-dorsale als auf die latero-ventrale Fläche des Kieferhalses über, wie die Fig. 36 wiedergiebt. Das Collum endet schliesslich mit einem kleinen, sehr platten, länglichen Capitulum mandibulae [3]), das in einer, nach vorn und nach hinten offenen, flachen Gelenkhöhle gleitet. Der M. detrahens mandibulae stellt kein Hinderniss für eine Bewegung nach hinten (caudalwärts) dar, wie bei *Ornithorhynchus*, weil der Muskel bei *Echidna* weiter nach hinten von dem Schädel entspringt. Und der schief horizontalwärts gestellte M. pterygoideus externus von *Echidna* hat seine Wirkung mehr auf ein Ziehen des Unterkiefers nach vorn concentrirt.

Die Bündel des M. temporalis inseriren auch bei *Echidna* ziemlich zerstreut, wennschon nicht in so hohem Grade, wie dies bei *Ornithorhynchus* der Fall ist. Der M. zygomatico-mandibularis von *Echidna* heftet

---

1) Auch TOLDT (1905, p. 29) spricht von einem kurzen, nach oben und lateral vortretenden Knochenstachel, dem Kronenfortsatz.

2) Vergleiche auch TOLDT (1905, p. 30): „Eine kurze, zugespitzte, am Kieferwinkel nach hinten vortretende Ecke stellt einen kleinen Winkelfortsatz vor.“

3) Auch TOLDT (1905, p. 30) spricht von dem „platten, sagittal eingestellten Gelenkköpfchen“.

sich dagegen separat in unmittelbarer Nähe der Temporalisgruppe an. Der Musc. masseter steht ganz isolirt an der Aussenfläche des Unterkiefers da. Man sucht hier vergebens eine Fossa mandibularis, wenn vielleicht nicht die erwähnte kleine, flache Grube an der dorso-lateralen Mandibularfläche in unmittelbarer Nähe des Proc. coronoides ein Homologon dieser Fossa sein sollte. Wenn dies der Fall wäre, so würde die Portio anterior musc. zygomatico-mandibularis bei *Echidna* die P. posterior vertreten. Sollten vielleicht diese beiden Zwillingsgebilde der Masseterico-Temporalis-Gruppe in so hohem Grade mit einander verwandt sein, dass sie ganz und gar zusammenfallen? Allerdings bekommen sie ihre Nerven von demselben Aste des Nervus zygomatico-mandibularis. Da aber bei *Ornithorhynchus* diese beiden Muskelglieder getrennt von einander vorkommen, die P. anterior musc. zygomatico-mandibularis sich dem M. temporalis angeschlossen hat, die P. posterior aber, von ihr durch den Stamm des N. massetericus getrennt, separat inserirt, so will ich das bei *Echidna* vor dem N. massetericus befindliche, der Temporalisgruppe nahestehende Glied als Portio anterior musc. zygomatico-mandibularis ansehen und die Portio posterior m. zygomatico-mandibularis als fehlend betrachten. Danach würde wohl auch die Fossa mandibularis bei *Echidna* als verschwunden zu betrachten sein.

Echidna nähert sich überhaupt, wie z. B. auch hinsichtlich der schiefen Stellung des M. masseter, des M. temporalis anterior und des M. pterygoideus externus wie auch der besseren Ausbildung des Proc. angularis und der strengeren Concentrirung der Bündel des M. temporalis mehr den höheren Mammalia und repräsentirt damit eine vorgeschrittene Form gegenüber *Ornithorhynchus*.

Zusammenfassung,

mit specieller Rücksicht auf die genealogischen Beziehungen der Monotremen.

Trotz einer grossen Uebereinstimmung im Grundplan ihrer Organisation zeigen die beiden Genera der Monotremen, welche als Gegenstand vorliegender Untersuchung dienten, in der Topographie des Nervus trigeminus, im Bau der Musculatur des Trigeminusgebietes und der ihr verbundenen Knochen, sowie auch im Verhalten derjenigen Nachbartheile, die in irgend welcher Relation zu den Kauwerkzeugen stehen, manche Eigenthümlichkeiten, die meistens auf dem Wege divergenter Anpassung an specielle Lebensverhältnisse erworben sind, zum Theil aber auf primitive differente Zustände, welche mehr oder minder treu vererbt und bewahrt wurden, zurückgeführt werden müssen.

In Bezug auf die Lebensweise der Monotremen ist erstens zu bemerken, dass *Ornithorhynchus* an das Wasserleben angepasst ist, *Echidna* dagegen das Land bewohnt, zweitens, dass *Ornithorhynchus* ein Kauer ist, *Echidna* dagegen ihre Nahrung einfach schluckt, ohne sie zu kauen.

Auf die Anpassung an die amphibische Lebensweise des *Ornithorhynchus* ist die Grösse und die plattgedrückte Form des Schnabels, die Lamellen desselben wie auch (nach van Bemmelen, 1901, p. 793) „die hohe Differenzirung des knorpeligen Rostrums und die damit zusammenhängende seitliche Verlagerung ihrer Praemaxillaria“ zu beziehen. Dazu gehört ferner die grosse Empfindlichkeit des Schnabels, die sich auch in einer riesigen Entwickelung der sensiblen Elemente des Trigeminus ausspricht, die Erweiterung des Vestibulum oris zu Backentaschen, die relativ kleinen Speicheldrüsen, die dorsale Lage der Nasenlöcher, Augen und Ohröffnungen, von welchen Oeffnungen die beiden letzten durch Hautmuskeln verschliessbar sind, wie auch die Verbindungen der Musculatur des Hyoidbogens zum äusseren Gehörgange, die, nach Ruge (1897), eine Veränderung des Lumens im Basaltheil des Gehörganges gestattet.

An die unterirdische Lebensweise der *Echidna* erinnert der zugespitzte Kopf, die schlanke Form des Schnabels, welche Einrichtung mit Schwellgewebe versehen ist, das kleine Maul und das Vorkommen einer Knorpelplatte an der Basis des äusseren Gehörganges, welche Knorpelplatte wohl als schallleitender Apparat für die Leitung der Laute durch die Erde fungirt. Diese Knorpelplatte steht zu den Knorpelbildungen am Gehörgange des Maulwurfs in Analogie, hat aber eine andere Genese, indem sie bei *Echidna* von dem Hyoidbogen ausgeht, bei *Talpa* dagegen aus dem Knorpelgewebe des Gehörganges selbst entsteht; da aber Hyoidbogen und Gehörgangknorpel dem gleichen Visceralbogen entstammen, so verbindet sich mit der Analogie eine gewisse, jedoch nicht nahe, Homologie. Sehr eng ist auch die kräftige Entfaltung der Hautmusculatur mit der unterirdischen Lebensweise von *Echidna* verknüpft.

Mit der Verschiedenheit der Nahrungsaufnahme steht das Vorhandensein von Hornzähnen bei *Ornithorhynchus* und der Mangel jeder Art von Zähnen bei *Echidna* im Zusammenhang.

Die Reduction der Kauwerkzeuge führt bei *Echidna* zu einem höheren Grad von Rückbildung des Unterkiefers und der Kaumusculatur, wie auch zum Aufgeben der Insertion des M. mylo-hyoideus am Unterkiefer, zur Verkleinerung des Processus mastoides und zum Verschwinden des Jugale am Schädel. Auf das Schlucken ungekauter Nahrung beziehen sich bei *Echidna* die verhältnissmässig kräftigere Entwickelung der Mylo-hyoideus-Gruppe, die theilweise Verwendung dieser Muskelgruppe zur Beförderung einer reichlichen Zufuhr von Speichel, die ausserordentliche Entfaltung der Speicheldrüsen, die vollkommene Drehung der Unterkieferhälfte bis zur Ueberführung in eine horizontale Stellung, endlich die Anpassungseinrichtungen betreffend die Zungenmusculatur und die Fangzunge.

Als Vererbungsmerkmale sind die multitubercularen Zahnrudimente, die bei *Ornithorhynchus* im jugendlichen Alter noch nachweisbar sind, zu bezeichnen. *Echidna*, die ihre Zähne spurlos verloren hat, repräsentirt damit ein vorgeschritteneres Entwickelungsstadium gegenüber *Ornithorhynchus*.

So verhalten sich die beiden Gattungen der Monotremen auch fast in allen hier in Frage kommenden Punkten zu einander: mit Ausnahme des Baues der Mylo-hyoideus-Gruppe, hinsichtlich welcher *Echidna* sich primitiver als *Ornithorhynchus* verhält, hat erstere eine höhere Entwickelungsstufe erreicht als letzterer[1]). Selbst bei energischerer secundärer Reduction der Kauwerkzeuge haben sich bei *Echidna* die Spuren eines zuvor erlangten höheren Differenzirungsstadiums erhalten.

Ich nenne hier unter anderem die Fortschritte in der Concentrirung des Angriffsgebietes der dorsalen Kaumuskeln bei *Echidna*, die sich z. B. in der Ausbildung von Synergisten (Mm. masseter und temporalis anterior) ausspricht, welche Synergisten gemeinsam mit dem M. detrahens mandibulae die Entstehung eines Processus angularis am Unterkiefer von *Echidna* ins Leben gerufen haben. Auch in dem Zurücktreten der Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis und in der Verengerung des Canalis temporalis ist *Echidna* den höheren Säugethieren um einen kleinen Schritt näher getreten als *Ornithorhynchus*.

Besonders ist hier auch die Verflechtung der Trigeminuswurzeln bei *Echidna* zu erwähnen, welche sich gegenüber der auffallend einfachen Gruppirung der Wurzeln des N. mandibularis bei *Ornithorhynchus* als eine ziemlich complicirte Anordnung im Verlaufe der betreffenden Nervenfasern zu erkennen giebt. Man erinnere sich nur an die parallele Richtung der von einander leicht lösbaren sensiblen Zweige des Ramus ventralis von *Ornithorhynchus* und der bei diesem Thiere verhältnissmässig grösseren Unab-

1) Dies gilt in der Hauptsache auch für die anderen Organsysteme des Körpers, indem dieselben, wie aus den Ergebnissen zahlreicher Untersucher ersichtlich, bei *Ornithorhynchus* die Mehrzahl primitiverer Einrichtungen, bei *Echidna* dagegen ein Ueberwiegen höherer Ausbildungen aufweisen, wobei einzelne Ausnahmen gleichfalls existiren.

hängigkeit der sensiblen Elemente von den motorischen (wie dies namentlich betreffs der Nn. submentalis und buccinatorius dargelegt wurde).

Schwerer wird zu entscheiden sein, ob hier noch als Merkmal der fortgeschrittenen Entwickelung bei *Echidna* die Unbeweglichkeit des Pterygoideum hervorgehoben werden kann. Zwar erblickt VAN BEMMELEN in der eigenthümlichen freien Lage des Pterygoideum bei *Ornithorhynchus* nur eine secundäre Anpassung an die amphibische Lebensweise. Indessen könnte, wie mir scheint, die, wennschon minimale, Beweglichkeit dieses Knochens bei *Ornithorhynchus* im Verein mit dem zwar rudimentären und anomalen M. pterygo-spinosus, der an den fraglichen Knochen inserirt, einen Wink geben, dass diese Einrichtung doch wohl von primitiverer Natur ist, dass sie vielleicht von Vorfahren, die in dieser Beziehung kräftiger gebaut und actionsfähiger waren, durch Vererbung auf das Schnabelthier übertragen wurde.

Die meisten der oben angeführten Charaktere zeigen, inwiefern die beiden Repräsentanten der genannten Gattungen der Monotremen sich von einander unterscheiden. Diese Charaktere sind aber lange nicht von so hohem Interesse, wie diejenigen Merkmale, durch welche jede der beiden Gattungen der Monotremen oder die ganze Gruppe sich von den lebendiggebärenden höheren Säugethieren unterscheidet.

Von solchen Kennzeichen wurden bereits die für *Ornithorhynchus* eigenthümlichen secundären Hornzähne erwähnt. Man könnte noch die äussersten Bündel der Portio posterior musc. zygomatico-mandibularis in diesem Zusammenhang hervorheben.

Echidna betreffend sei nochmals an das Aufgeben der Anheftung des M. mylo-hyoideus an dem Unterkiefer erinnert. Ferner sei erwähnt die von VAN BEMMELEN (p. 794) als vorläufig unerklärlich bezeichnete Betheiligung von Palatinum und Pterygoideum an der Bildung des Schädelhöhlenbodens, welches Verhalten kürzlich in GAUPP's (in dem folgenden Nachtrage auf p. 95 [391] u. f. referirten) Forschungsergebnissen eine annehmbare Erklärung gefunden hat. Daselbst wird auch betont, dass dieser Vorgang noch andere Eigenthümlichkeiten mit sich gebracht hat. So haben z. B. das unterhalb der Trigeminuswurzel situirte sympathische Geflecht nebst dem Ganglion oticum und der N. tensor tympani bei *Echidna* eine scheinbar intracraniale Lage erhalten.

Für die beiden Monotremen sind die schon erwähnte Schnabelbildung und der durch das ganze Leben bestehende Canalis temporalis durchaus charakteristische Gebilde. Als solches ist auch die Vergrösserung des Frontale und der Ala orbitalis praesphenoidei zu bezeichnen, welche Vergrösserung des vorderen Abschnittes des knöchernen Bodens für die dorsalen Kaumuskeln mit einer entsprechenden Vergrösserung des vorderen, vom N. temporalis profundus anterior innervirten Muskelmaterials correspondirt, d. i. mit demjenigen des M. temporalis anterior, welcher den bei den Monotremen gänzlich fehlenden M. pterygoideus internus functionell ersetzt. Von höchstem Interesse ist jedoch noch der eigenthümliche M. detrahens mandibulae, der nach topographischer Lage und Wirkung die Stelle des vom N. facialis innervirten ventralen Constrictor-Derivates, des M. depressor mandibulae posterior, der lebendiggebärenden Säugethiere einnimmt, aber als dorsaler Trigeminusmuskel in morphologischer Beziehung von ihm gänzlich verschieden ist. Dass der Unterkiefer der Monotremen somit ganz und gar in dem Gebiete des Trigeminus liegt, somit auch in dieser Hinsicht sich ganz wesentlich vom non-mammalen Unterkiefer der anderen Wirbeltiere unterscheidet, wurde bereits auf p. 42 [338] hervorgehoben. Es wurde dabei von dem gleichwohl vom N. facialis innervirten, nur bei *Ornithorhynchus* vorkommenden M. hyo-mandibularis abgesehen, der zwar bei non-mammalen Wirbelthieren an den Unterkiefer sich anheftet, aber bei *Ornithorhynchus* diesen Knochen verlassen hat, indem er hier dem lateralen Rand des knorpeligen Schnabelgerüstes angeschlossen ist; damit wirkt er als „Depressor" des Unterkiefers. Künftige

vergleichende Untersuchungen werden wohl zeigen, ob der M. hyo-mandibularis auch bei den mit weichen Lippen versehenen Säugethieren an demselben Platz wie bei *Ornithorhynchus* vorkommt und zu einem Hautmuskel wird, oder ob er mit dem Typus der Monotremen verschwindet. Auch fordert GAUPP (cf. den Nachtrag) dazu auf, nach dem echten Pterygoid bei den lebendig gebärenden Säugethieren zu suchen.

Endlich sind die entsprechenden Verhältnisse bei den Aehnlichkeiten mit den höheren Säugethieren kurz zu berühren, die an den hier behandelten Körpertheilen anzutreffen sind. Dieselben treten bei den Monotremen als auffallend primitive Einrichtungen auf. Beispielsweise könnte hier an die indifferenten Zustände am Caput mandibulae und an der Cavitas glenoidalis erinnert werden, die mit indifferenten Anordnungen in der Kaumusculatur übereinstimmen. Hinsichtlich dieser und vieler anderer sei auf den Text der vorhergehenden drei Abschnitte dieser Arbeit und auf den Nachtrag verwiesen. In der That sind die Säugethierähnlichkeiten an den fraglichen Theilen des Kopfes der Monotremen so zahlreich, dass gerade sie als Hauptresultat der ganzen vorliegenden Untersuchungen hervorspringen. Die Monotremen sind im Bau ihrer Kauwerkzeuge, des ganzen unter der Herrschaft des N. trigeminus stehenden Körpergebietes, wie auch der in Betracht kommenden Nachbartheile überhaupt niedrig stehende, aber ganz unzweifelhafte, wahre Säugethiere. Keine andere Abtheilung der Wirbelthiere, mögen dieselben unter den Amphibien oder den Reptilien gesucht werden, hat zu ihnen verwandtschaftliche Beziehungen, die gegenüber denen mit den höheren Mammaliern überhaupt in Frage kommen. Es ist daher als ganz verfehlt zu bezeichnen, wenn man sie, wie dies in älteren und neueren Arbeiten wiederholt geschehen ist, als Zwischenglieder zwischen höhere Säugethiere („echte Mammalia“) und Reptilien gestellt hat. Wenn sie in einigen Punkten auch sogenannte „Reptilien-Aehnlichkeiten“ allgemeinster Art zeigen mögen, so bedeutet dies höchstens, dass sie primitive Säugethiere sind. Speciellere und nähere Uebereinstimmungen mit Reptilien fehlen in den von mir behandelten Gebieten durchaus. Es erscheint deshalb auch zweckmässig, bei der Beschreibung der fraglichen Körpertheile die bei den Säugethieren gebräuchliche Nomenclatur soweit als irgend möglich auch auf die Monotremen anzuwenden.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien im Anatomischen Anzeiger, Bd. XXVII (1905), p. 273—310 eine vorläufige Mittheilung von E. GAUPP unter dem Titel: „Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugethierschädel“.

In diesem Aufsatze theilt GAUPP mit, dass es ihm gelungen sei, einen kleinen Knochen an der Schädelbasis von *Echidna* zu finden, den er als Säugerpterygoid bezeichnet und mit der Lamina medialis des Processus pterygoideus des Keilbeines oder mit dem gemeinhin, aber fälschlich sogenannten Os pterygoideum der viviparen Säugethiere homologisirt. Er sagt p. 294: „Was bei *Echidna* als Pterygoid beschrieben wird, hat mit dem sogenannten Pterygoid der übrigen Säuger nichts zu thun. Der Knochen, der bei *Echidna* einzig und allein den Vergleich mit dem Säugerpterygoid verträgt, liegt in versteckter Lage an der Schädelbasis medial von der Wurzel der Ala temporalis. Rückwärts erstreckt er sich bis an den lateralen Umfang des Foramen caroticum, sein vorderer Theil liegt der Schädelbasis vor der Abgangsstelle der Ala temporalis an“; ferner p. 295: „die dorsale Kante liegt auch der Schädelbasis an, der ventrale verbreiterte Rand stützt sich auf das Palatinum.“

Die letztgenannte Thatsache, dass der betreffende Knochen bei *Echidna* von der ventralen Seite her vom Palatinum bedeckt wird, hängt nach GAUPP von der anomalen Verlängerung des Palatinum nach hinten zu ab. Hätte das Palatinum von *Echidna* eine normale Entwickelung erfahren, so würde der fragliche Knochen, wie immer das Säugethierpterygoid, hinter dem Palatinum frei zu Tage liegen. Später verschmilzt er mit der Schädelbasis. „Es ist leicht", fährt GAUPP p. 295 fort, „den oben vom Embryo geschilderten selbständigen Deckknochen als Theil des ausgebildeten Keilbeines, wie VAN BEMMELEN es abbildet, wiederzuerkennen. Der Knochen bildet einen Theil des von VAN BEMMELEN (1901) als Proc. pterygoideus bezeichneten Keilbeinabschnittes, und zwar speciell den, der sich auf das Palatinum stützt."

GAUPP leitet den geschilderten Deckknochen von *Echidna*, sowie überhaupt das Säugethierpterygoid von dem lateralen Theile des kurzen, hinteren Querschenkels des Parasphenoids der niederen Vertebraten ab und behauptet dessen paarige Entstehung; der vordere Längsschenkel des Parasphenoids sei dagegen im Laufe der Entwickelung zu Grunde gegangen. Mit Rücksicht auf diese Ableitung des Säugerpterygoids schlägt er (p. 307) für den Knochen den Namen „Parabasale" vor.

Der bisher von den Autoren als Pterygoid von *Echidna* beschriebene Knochen tritt entwickelungsgeschichtlich später als die übrigen Deckknochen des Schädels auf, das Parasphenoid auch nicht ausgenommen. „Das Säugerpterygoid, das Palatinum und das wahre Pterygoid kommen dabei in dorso-ventraler Reihenfolge über einander zu liegen, d. h. genau so, wie bei *Lacerta* das Parasphenoid, Palatinum und Pterygoid liegen würden, wenn man sich die beiden Knochen des Pterygopalatinbogens aus ihrer lateralen Lage gegen die Mittellinie hin verschoben und das Palatinum nach hinten hin stark verlängert denkt" (p. 299). „Die Anordnung des Palatinums und des echten Pterygoids bei *Echidna* erinnert ganz auffallend an die bei den Reptilien, überhaupt an die, die wir als primitive Anordnung der beiden Skeletstücke anzusehen gewöhnt sind. Ein Vergleich mit den Schädeln von Reptilien und manchen Urodelen ergiebt das ohne weiteres. Ganz besonders unverkennbar ist die Aehnlichkeit, die das echte Pterygoid von *Echidna* mit dem der Schildkröten darbietet" (p. 299). Sie wird von GAUPP auch besonders hervorgehoben, um die Homologie des *Echidna*-Pterygoids mit dem Reptilienpterygoid zu verdeutlichen, wobei aber der Autor weit davon entfernt ist, „die Zustände bei *Echidna* und den Schildkröten in einen engeren Zusammenhang bringen zu wollen" (p. 301).

Als Merkmale, die für das Pterygoid der beiden genannten Amnioten gemeinsam sind, führt GAUPP die starke Verbreiterung des Knochens, die Verschiebung desselben medialwärts bis unter den vordersten Theil der Basalplatte, die sich bei *Echidna* wie bei den Säugern überhaupt zur Pars cochlearis der Ohrkapsel umgestaltet [1]), den Anschluss an den Hinterrand des Palatinum, wie auch die Betheiligung an der Begrenzung des Cavum tympani und an der Bildung des sogenannten Cavum epiptericum (ein Raum, der zwischen der Pars cochlearis der Ohrkapsel und der Ala temporalis sphenoidei liegt und sich bei diesen beiden Thieren ursprünglich neben dem Cavum cranii befindet, aber erst secundär zu dem letzteren Hohlraum hinzugezogen wird) [2]).

Aus oben angeführten Gründen behauptet der Verfasser: „Das Pterygoid, das bei niederen Wirbelthieren einen typischen Schädelbestandtheil ausmacht, ist bei *Echidna* (und *Ornithorhynchus*) noch vorhanden und speciell bei *Echidna* gut entwickelt; ob es auch bei anderen Säugern noch vorkommt, bleibt festzustellen" (p. 308), und er erinnert dabei zugleich an das bei einigen Säugern beschriebene Endotympanicum (VAN KAMPEN; Metatympanicum, WIŃCZA), das unter Berücksichtigung der angedeuteten Möglichkeit besonders zu untersuchen sei (p. 307).

1) GAUPP, 1900, p. 508.
2) GAUPP, 1902.

Die oben wiedergegebenen Resultate, welche der hervorragende Forscher auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte des Schädels gewonnen hat, und seine darauf gegründete Auffassung einzelner Theile des Monotremenschädels werfen auch Licht auf die in dieser Arbeit in Betracht gezogenen Körpertheile. In einigen Punkten zwingen sie zur Modificirung von hier vertretenen Auffassungen, in anderen tragen sie zur Ergänzung von hier gegebenen Darstellungen bei.

Wenn bei den Monotremen der bisher als Pterygoid bezeichnete Knochen auf das Pterygoid der Reptilien und Amphibien zurückzuführen, aber nicht mit der Lamina medialis des Proc. pterygoides resp. dem Pterygoideum der viviparen Säugethiere (Parabasale GAUPP's) zu vergleichen ist, so darf auch das Ligamentum pterygo-mandibulare der Monotremen nicht mit dem gleichnamigen Ligament der viviparen Säugethiere zusammengeworfen werden. Vielleicht könnte das besagte Ligament, das bei *Ornithorhynchus* gut entwickelt (s. oben p. 22 [318]), bei *Echidna* kaum wahrnehmbar ist, als der in Bindegewebe umgewandelte Rest eines verschwundenen M. pterygo-mandibularis s. pterygoideus der Reptilien und Amphibien angesehen werden.

Fraglich würde danach auch sein, ob der M. pterygo-spinosus von *Ornithorhynchus* (s. oben p. 24—25 [320—321]), welcher am Pterygoideum inserirt, mit dem gleichnamigen Muskel der oben angeführten Edentaten, der sich am Parabasale anheftet, zu homologisiren sei. Diese Frage scheint mir vorläufig in mancher Hinsicht eine dunkle zu sein. Erstens herrscht darüber nicht volle Gewissheit, ob das Pterygoideum der genannten Edentaten dem Parasphenoid entstammt, oder ob es doch dem wahren Pterygoid der niederen Vertebraten entspricht. Wenigstens hält GAUPP selbst (1905, p. 306) eine entwickelungsgeschichtliche Prüfung dieser Frage für wünschenswerth. Zweitens hat man sehr variirende Insertionen des M. pterygo-spinosus beim Menschen constatirt, wie z. B. Anheftung am Sphenoid (Lamina lateralis des Proc. pterygoides, THANE, MACALISTER, POLAND, KREUTZER), am Ligamentum accessorium mediale (KREUTZER), an der Mandibula (GRUBER, KREUTZER) und am M. pterygoideus internus (POLAND, GRUBER, KREUTZER). Von diesen Anheftungen könnte übrigens nur eine, nämlich die am M. pterygoideus internus, auf das Parabasale (d. i. den Ursprungsknochen des M. pterygoideus internus) übertragen werden, und zwar unter der Voraussetzung, dass der letzterwähnte Muskel durch Rückbildung verschwunden wäre. Gerade die grosse Variabilität in der Insertion des M. pterygo-spinosus deutet darauf hin, dass dieser Muskel seine ursprüngliche Insertion verloren und neue Anheftungsstellen aufgesucht hat. Auf solche secundäre Insertionen kann also kaum grosses Gewicht gelegt werden. Die Innervation muss hier den ausschlaggebenden Factor bilden, aber leider herrscht gerade über diese noch Unsicherheit.

Auch die Befestigung eines anderen Muskels an dem Pterygoid der Monotremen ist eine secundäre. Ich meine die des M. mylo-hyoideus. Bei *Ornithorhynchus* bewahrt derselbe noch in seinem vorderen Theile die ursprüngliche Beziehung zum Unterkiefer. Bei *Echidna* hat er diese Anheftung völlig aufgegeben und an der Schädelbasis neue Verbindungen gefunden. Hier setzt er sich, in ähnlicher Weise wie der hintere Theil desselben Muskels von *Ornithorhychus*, aussen an Weichtheilen (wie an Bändern und Fascien) auch an verschiedenen Knochen des Schädels (vergl. oben p. 50 [346]), worunter auch das Pterygoid, fest. An diesem Platz wäre also ein echter Säugethiermuskel von typischer Bauart und Innervation zu finden, wo man eine Musculatur von dem bei niederen Vertebraten herrschenden Typus zu erwarten berechtigt sein sollte.

Dagegen sucht man bei den Monotremen, wie oben bereits angedeutet wurde, vergebens nach einem M. pterygo-mandibularis s. pterygoideus. Wahrscheinlich haben die Umgestaltungen am Kiefergelenk und am Unterkiefer diesen Muskel zum Schwund gebracht. Dass auch der bei den viviparen Säugethieren vorkommende M. pterygoideus internus, wie auch sein gleichnamiger Nerv, bei den Mono-

tremen vergebens gesucht wird, wurde oben (p. 20 [316] und 58 [354]) hervorgehoben. Interessant ist es, mit Rücksicht hierauf aus GAUPP's Untersuchungen zu erfahren, dass der dem Muskel zukommende Knochen (das Parabasale) entweder vermisst wird (wie möglicher Weise bei *Ornithorhynchus*) oder in einer Lage sich befindet (bei *Echidna*), die ihm nicht gestattet, für die Musculatur eine Befestigungsstelle darzubieten.

In Bezug auf die versteckte Lage des Parabasale ist auch leicht zu verstehen, weshalb gewisse Nerven, wie z. B. N. tensor tympani und das sympathische Geflecht des Ganglion oticum, die bei den viviparen Säugethieren ganz allgemein einen extrakranialen Verlauf darbieten, indem sie über die laterale Fläche des Parabasale hinziehen, bei *Echidna* in die Schädelwand eingeschlossen, weil von dem ganz exceptionell medialwärts verschobenen Pterygoid bedeckt, verlaufen.

Literaturübersicht.

Nur die im Vorhergehenden citirten Arbeiten sind hier verzeichnet.

ALLEN, H., On the Temporal and Masseter Muscles of Mammals. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1880, p. 385—396.

BAUM, H., siehe ELLENBERGER, W.

BEMMELEN, VAN, J. F., siehe VAN BEMMELEN, J. F.

BISCHOFF, TH. L. W., Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandl. d. mathem.-physik. Klasse der Kgl. Bayer. Akademie d. Wissensch., Bd. XIII, 3. Abth., München 1880.

BONSDORFF, E. J., Anatomisk Beskrifning af Cerebral-nerverne hos Fåret (Ovis aries). Act. Soc. Fennicae, T. II, p. 145—284, Helsingforsiae 1847.

BREHM, A. E., Thierleben, 3. Aufl., bearbeitet unter Mitwirkung von W. HAACKE, v. PECHUEL-LOESCHE. Säugethiere, Bd. III, Leipzig und Wien 1891.

BRONN, H. G., siehe GADOW-SELENKA und LECHE, W.

BRÜHL, C. B., Monotremen-Skelet. Separatausgabe aus dessen Zootomie aller Thierklassen, Lief. 4, 5, Taf. XIII—XVII, Wien 1877 resp. 1891.

CALDWELL, H., Ova of Monotremes. (Brit. Assoc.). Nature, Vol. XXX, p. 577, London 1884.

CHAINE, J., Observations sur le mylo-hyoïdien des Oiseaux. Comparaison de ce muscle avec le mylo-hyoïdien de l'Echidné. Procès-verbaux des séances de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux 1898/99, p. 113—117.

— Anatomie comparée de certains muscles sus-hyoïdiens. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, T. XXXV, p. 1—210, Paris 1900.

— Relations du digastrique. Bibliographie anatomique, T. XII, p. 143—146, Paris et Nancy 1903. (Kurzer und allgemeiner gehaltener Auszug der früheren diesbezüglichen Arbeiten.)

COUES, E., On the Myology of the *Ornithorhynchus*. Proceedings of the Essex Institute, Vol. VI, Pt. III, 1868—71, Salem 1871. (COUES' Abhandlung 1869/70 herausgegeben.)

CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, ges. und herausgeg. von G. DUMÉRIL und G. L. DUVERNOY. Uebersetzt und vermehrt von L. FR. FRORIEP und J. F. MECKEL, Bd. I—IV, Leipzig und Riga 1809—1810.

— Leçons d'anatomie comparée, rec. et publiées par G. DUMÉRIL et G. L. DUVERNOY, 2. éd., T. I—VIII, Paris 1835—44. (Die Anatomie des Schädels ist in T. II, 1836, die der Kaumuskeln in T. IV, 1. part., 1835 enthalten, beide herausgegeben von DUVERNOY.)

DENKER, A., Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. SEMON's Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III: Monotremen und Marsupialier II, 1. Theil. Denkschr. d. Med.-naturw. Ges. zu Jena, p. 635—662, Jena 1901.

DOBSON, G. E., A Monograph of the Insectivora, Systematical and Anatomical. Part I: Erinaceidae, Centetidae, Solenodontidae, London 1882. Part II: Potamogalidae, Chrysochloridae, Talpidae, London 1883.

DUMÉRIL, G., siehe CUVIER.

DUVERNOY, G. L., siehe CUVIER, G.

— De la langue considérée comme organe de préhension des aliments. Mémoires de la Société d'Histoire naturelle de Strasbourg, I, 1830, 16 pp.

— Des caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. Archives du Muséum d'Histoire naturelle, T. VIII, p. 1—248, Paris 1855.

EHLERS, E., Beiträge zur Kenntniss des Gorilla und Chimpanse. Abhandlungen der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Bd. XXVIII, 1881.

ELLENBERGER, W., und BAUM, H., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Hausthiere, Berlin 1900.

— — Systematische und topographische Anatomie des Hundes, Berlin 1891.

ESCHWEILER, R., Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugethiere. Archiv für mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. LIII, p. 558—622, Bonn 1899.

FEWKES, J. W., Contributions to the Myology of *Tachyglossa hystrix*, *Echidna hystrix* (auct.). Bulletin of the Essex Institute, Vol. IX, 1877, p. 111—137, Salem, Mass., 1878.

FLOWER, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der 3., unter Mitwirkung von Dr. H. GADOW durchgesehenen Original-Ausgabe, Leipzig 1888.

FÜRBRINGER, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Amsterdam 1888.

— Zur Frage der Abstammung der Säugethiere, Theil 2. Festschrift für ERNST HAECKEL, p. 605—681, Jena 1904.

GADOW, H., und SELENKA, E., BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. VI, 4. Abth., Vögel, I. Anatomischer Theil, Leipzig 1891. (Anfang p. 1—90 von SELENKA, Haupttheil p. 91—1008 von GADOW bearbeitet.)

GAUPP, E., Das Chondocranium von Lacerta agilis. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anatom. Hefte von MERKEL u. BONNET, Bd. XIV, p. 433—595, Wiesbaden 1900.

— Ueber die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbelthierschädel. Ibidem, Bd. XIX, p. 155—230, Wiesbaden 1902.

— Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugethierschädel. Anat. Anz., Bd. XXVII, p. 273—310, Jena 1905 (siehe Nachtrag meiner Abhandlung, p. 95—98 [391—394]).

— Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe. Verh. d. Anat. Gesellsch. auf der 19. Vers. in Genf vom 6.—10. Aug. 1905, p. 125—140, Jena 1905 (s. Anm. meiner Abhandlung p. 42 [338]).

GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 6. Aufl., Leipzig 1895—1896.

— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. I, Leipzig 1898.

GIEBEL, C. G., BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, 5. Abth., Mammalia. Angefangen von C. G. GIEBEL, p. 1—570, 1874—79, fortgesetzt von W. LECHE (s. d.) und E. GÖPPERT, Leipzig 1874—1905. (Die von GIEBEL bearbeitete Anatomie des Schädels ist auf p. 21—80, 1874, die des Unterkiefers auf p. 81—90, 1875, behandelt.)

GRUBER, W., siehe KREUTZER, F.

HAACKE, W., Meine Entdeckung des Eierlegens der *Echidna hystrix*. Zool. Anzeiger, Bd. VII, p. 647—653, Leipzig 1884.

HENLE, J., Handbuch der Muskellehre des Menschen, Braunschweig 1858.

— Handbuch der Nervenlehre des Menschen, Braunschweig 1871.

HOEVEN, VAN DER, J., siehe VAN DER HOEVEN, J.

KAMPEN, VAN, P. N., siehe VAN KAMPEN, P. N.

KLAATSCH, H., Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Th.: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. SEMON's Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II, Monotremen und Marsupialier, 2. Lief. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. V, Lief. 2, p. 157—188, 1895.

KOHLBRUGGE, J. H. F., Muskeln und Nerven der Primaten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. Eine vergleichend-anatomische und anthropologische Untersuchung. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel V, No. 6, Amsterdam 1897.

— Die Homotypie des Halses und Rumpfes. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1898 (Anatomie), p. 199—262.

v. KOSTANECKI, K., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Tuben-Gaumenmusculatur, Inaug.-Diss., Berlin 1890.

KRAUSE, W., Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht, Leipzig 1868.

KREUTZER, F., Varietäten der Kaumuskeln. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. VI, p. 609—636, Wiesbaden 1896.

LEÇHE, W., BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. VI, 5. Abth., Mammalia. Angefangen von C. G. GIEBEL, p. 1—570, 1874—79, fortgesetzt von W. LECHE, p. 571—1220, 1883—1905, und von E. GÖPPERT, p. 1221—1266, 1905, Leipzig 1874—1905. (Ist noch nicht abgeschlossen. Die von LECHE bearbeitete Trigeminus-Musculatur ist auf p. 684—700, 1888/89, behandelt.)

MACALISTER, A., Additional Observations on Muscular Anomalies in Human Anatomy (III. Ser.), with a Catalogue of the Principal Muscular Variations hitherto published. Trans. Roy. Irish Acad. Dublin, 1872.

MAISONNEUVE, P., Osteologie et myologie du Vespertilio murinus, Paris 1878.

MECKEL, J. F., G. CUVIER's Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Uebersetzt und vermehrt von L. F. FRORIEP und J. F. MECKEL, Bd. I—IV, Leipzig und Riga 1809—1810 (s. CUVIER, G.).

— System der vergleichenden Anatomie, Theil I—VI, Halle 1821—1833. (Ueber das Kopfskelet handelt Theil II, Abth. 2, 1825, über die Kaumuskeln Theil IV, 1829.)

— *Ornithorhynchi paradoxi* descriptio anatomica, Lipsiae 1826.

Owen, R., Article Monotremata. Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. III, p. 366—407, London 1839 —1847 (1842).

— The Anatomy of the Vertebrates, Vol. I, II, London 1866; Vol. III, London 1868.

Pechuel-Loesche, E., Brehm's Thierleben, 3. Aufl., bearbeitet unter Mitwirkung von W. Haacke, von Pechuel-Loesche. Säugethiere, Bd. III, Leipzig und Wien 1891.

Poland, J., Variations of the External Pterygoid Muscle. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXIV, p. 567—572, London and Edinburgh 1890. (Führt auf p. 568 Thane's Beobachtung über den M. pterygo-spinosus an.)

Pouchet, H., Mémoire sur le grand Fourmilier (*Myrmecophaga jubata*), Paris 1867.

Poulton, E. B., True Teeth in the Young of *Ornithorhynchus paradoxus*. Proc. Roy. Soc. London, Vol. XLIII, p. 353 —356, London 1888.

Rabl, K., Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anzeiger, Jahrg. II, p. 219—227, Jena 1887.

Ruge, G., Die Hautmusculatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. Semon's Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II, Monotremen und Marsupialier II. Denkschr. d. Med.-naturwiss. Gesellschaft zu Jena, Bd. V, 2. Lief., p. 77—153, Jena 1895.

— Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschrift für Carl Gegenbaur, Bd. III, 1896, Leipzig 1897.

— Das Knorpelskelet des äusseren Ohres der Monotremen ein Derivat des Hyoidbogens. Morphol. Jahrb., Bd. XXV, Heft 2, Leipzig 1897.

Schulman, Hj., Ein Beitrag zur Kenntniss der vergleichenden Anatomie der Ohrmusculatur. Öfvertryck från Finska Vetenskap. Öfvers., XXXIII, Helsingfors 1891.

v. Schumacher, S., Der Nervus mylo-hyoideus des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsber. der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathem.-naturwiss. Klasse, Bd. CXIII, 1894, Abt. III.

Selenka, E., siehe Gadow und Bronn.

Semon, R., Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. Semon's Zoologische Forschungsreisen etc., Bd. II, Monotremen und Marsupialier, 1. Lief. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. V, Lief. 1, p. 19—74, Jena 1894.

Shaw, George, The Naturalists Miscellany, Vol. III, Pl. CIX, London 1792 (*Myrmecophaga aculeata* = *Echidna aculeata*, u. Vol. X, Pl. CCCLXXXV, London 1799 (*Platypus anatinus* = *Ornithorhynchus anatinus*).

Staudinger, J. J., Anatomisk Beskrifning öfver de sex första Cerebral-Nervparen hos gråa Hafsskälen (*Halichoerus grypus*), Helsingfors 1847.

Stowell, T. B., The Trigeminus-Nerve in the domestic Cat (*Felis domestica*). Proceedings of the American Philosophical Society, Vol. XXIII, p. 459—478, Philadelphia 1886.

Testut, L., Traité d'Anatomie humaine, Tome I, Paris 1896.

Thane, G. D., siehe Poland, J.

Toldt, C., Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei den Säugethieren und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben, II. Theil. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, Bd. CXIV, Abth. III, Mai 1905, 162 pp. (mit Abbildung von *Echidna*, Taf. III, Fig. 17).

Tullberg, T., Ueber das System der Nagethiere. Eine phylogenetische Studie, Upsala 1899. Nova Acta Regiae Societatis scientiarum Upsaliensis, Ser. III, Vol. XVIII, 1899—1900.

Van Bemmelen, J. F., Der Schädelbau der Monotremen. Semon's Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. 3, Monotremen und Marsupialier II, 1. Theil. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI, 1. Theil, p. 729—798, Jena 1901.

Van der Hoeven, J., Mémoire sur le genre Ornithorhinque (*Ornithorhynchus* Bl.). Nov. Act. Acad. Leopold.-Carol. Nat. Cur., T. XI, P. II, p. 351—372, Bonnae 1823.

Van Kampen, P. N., Die Tympanalgegend des Säugethierschädels. Morph. Jahrb., Bd. XXXIV, Heft 3 u. 4, p. 321 —722, Leipzig 1905.

Westling, Ch., Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. Bihang till Kon. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XV, Afd. IV, No. 3, Stockholm 1889.

Wińcza, H., Ueber einige Entwickelungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugethieren. Bull. internat. Acad. Sc. de Cracovie, Cracovie 1896, p. 326—337.

Ziehen, Th., Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier, I. Theil: Semon's Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III, Monotremen und Marsupialier II, 1. Theil. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI, 1. Theil, p. 1—187, Jena 1897.

Zuckerkandl, E., Zur Morphologie des Musculus tensor tympani. Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. XX, 1883, p. 104—120, Leipzig 1884.

Inhaltsverzeichniss.

B. *Echidna aculeata.*

Nervus trigeminus.

Ganglium oticum s. Arnoldi.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.

Bau und Entwickelung der Cowper'schen Drüsen bei Echidna.

Von

Dr. Max Voit,
Assistent am Anatomischen Institut Freiburg i. B.

Mit Tafel LIX und 3 Figuren im Text.

In seiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von *Echidna* hat Keibel auch die Entwickelung der einzigen accessorischen Geschlechtsdrüsen der Monotremen, der sog. Cowper'schen Drüsen, in ihren Grundzügen klargelegt. Bei dem grossen Interesse, das diese Drüsen in mancher Beziehung bieten, erschien es jedoch angezeigt, die Entwickelung derselben in einigen Einzelheiten noch etwas genauer zu untersuchen, als dies im Rahmen der Keibel'schen Arbeit möglich war. Herr Professor Keibel hatte die Liebenswürdigkeit, mir diese Aufgabe zu überlassen. Selbstverständlich musste im Laufe dieser Untersuchung auch der Bau der ausgebildeten Organe berücksichtigt werden, und dabei ergab sich dann, dass die Schilderungen, welche jüngst Disselhorst von den Cowper'schen Drüsen der *Echidna* gegeben hat, den Thatsachen nicht entsprechen. So wird in dieser Arbeit nicht nur die Entwickelung, sondern auch der Bau und die Lage der ausgebildeten Drüsen behandelt werden.

Es dürfte sich zunächst empfehlen, in kurzen Zügen den allgemeinen Entwickelungsgang der Cowper'schen Drüsen von *Echidna* zu recapituliren, wie er sich aus der Keibel'schen Arbeit ergiebt.

In einem Stadium (Embryo 45), in welchem die ursprüngliche entodermale Kloake schon ganz in Sinus urogenitalis und Enddarm aufgetheilt, die Kloakenmembran eben erst im Gebiete des Sinus urogenitalis durchbrochen, die definitive ektodermale Kloake aber noch in keiner Weise angelegt ist, findet sich die erste Anlage der Cowper'schen Drüsen in der Querschnittshöhe des kurzen primitiven Dammes als eine zapfenförmig gegen das unterliegende embryonale Bindegewebe einspringende Verdickung des Oberflächenepithels, beiderseits dicht neben dem Ende der sich eben eröffnenden entodermalen Kloake. Mit diesem Nachweis, dass das Epithel der Körperoberfläche den Mutterboden für die erste Anlage der Cowper'schen Drüse bildet, ist deren ektodermale Herkunft ausser Zweifel gesetzt. In späteren Stadien ist diese Constatirung nicht mehr mit gleicher Sicherheit möglich, weil sich bald die ganze Umgebung der Ausmündung des Sinus urogenitalis und des Afters zur Bildung einer secundären, ektodermalen Kloake in die Tiefe senkt. Es ist dann schwer, die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm festzustellen, und wir müssen gerade die, wie wir gesehen haben, sicher ektodermalen Einmündungsstellen der Cowper'schen Drüsen als die Grenzmarken benützen, bis zu welchen wir das Epithel bestimmt als ektodermal zu bezeichnen haben. Die so entstandene ektodermale Kloake wird schliesslich in ihrem cranialsten Theile eine Strecke weit durch eine frontale Scheidewand aufgetheilt, so dass auch der definitive Sinus urogenitalis und Enddarm noch je mit einem ektodermalen Ansatzstücke versehen sind. So kommt es, dass im ausgebildeten Zustande die Cowper'schen Drüsen weit von der Körperoberfläche entfernt in das Endstück des definitiven Sinus urogenitalis münden, aus welchem, nur um ein Geringes distal davon, die ebenfalls ektodermale Samenröhre entspringt. Während dieser allmählichen Tieferlagerung der Mündungsstelle geht die Ausbildung der Drüse in folgender Weise vor sich: Die erwähnte kleine, zapfenförmige Epithelverdickung (Embryo 45)

wächst zu einem zunächst soliden, ziemlich gleichmässigen Zellstrang aus (Embryo 46); das freie Ende desselben verdickt sich knopfförmig und bildet (Beuteljunges 46—47) eine grössere, noch solide, etwa eiförmige Zellenmasse, die Anlage des eigentlichen Drüsenkörpers. Der nun als Ausführungsgang der Drüse anzusprechende Zellstrang wächst dann (Beuteljunges 47) bedeutend in die Länge und beginnt sich auszuhöhlen; der Drüsenkörper selbst lässt (Beuteljunges B) eine Anzahl zunächst solider, aber vom Ausführungsgange her sich aushöhlender Sprossen aus sich hervorgehen, die theilweise auf dem Querschnitte bindegewebige Räume derart umschliessen, dass der Eindruck einer netzförmigen Anordnung entsteht (Textfig. 59a—59h). In dem letzten von KEIBEL beschriebenen Stadium (Beuteljunges D) besteht der Drüsenkörper bereits aus einer Masse von hohlen Schläuchen, die alle in einen ziemlich grossen Hohlraum einmünden, aus welchem der Ausführungsgang der Drüse entspringt.

In dem Stadium, in welchem die ganze Drüsenanlage aus einem Zellstrang mit knopfförmig verdicktem Ende besteht (Embryo 46), sieht man, wie dieses Ende sich an einen mit dem eben sich bildenden Hautmuskel in Zusammenhang stehenden Zellcomplex anlegt; dieser stellt die Anlage der charakteristischen Musculatur der Drüse dar. In den späteren Stadien erkennt man, wie sich der epitheliale Drüsenkörper gewissermaassen in diese Muskelanlage, welche noch längere Zeit deutlichen Zusammenhang mit dem Hautmuskel zeigt, hineinstülpt. In dem am weitesten entwickelten der beschriebenen Stadien (Beuteljunges D) ist eine kräftige Muskelmasse vorhanden, welche dem epitheliaden Drüsenkörper auf der Hautseite kappenförmig aufsitzt und auf dem Querschnitte aus äusseren schräg- und quer-, inneren längsgetroffenen Bündeln quergestreifter Muskelfasern besteht.

Meine Untersuchungen erstreckten sich nun auf die Art des Verzweigungstypus der Drüse, auf die Entwickelung des eigentlich secernirenden Drüsenepithels, sowie auf die Lage und einige Einzelheiten im histologischen Bau der fertigen Drüse, speciell einige Unterschiede zwischen männlicher und weiblicher Drüse. Es stand mir dabei das gleiche Material zur Verfügung, welches KEIBEL zur Bearbeitung vorgelegen hatte und dem in so liberaler Weise fremder Untersuchung zugänglich gemachten Vorrathe der von Professor SEMON in Australien gesammelten *Echidna*-Embryonen entstammte. Ausserdem hatte Herr Professor FÜRBRINGER die Liebenswürdigkeit, mir auch einige erwachsene Exemplare von *Echidna* zur Verfügung zu stellen, und ich war dadurch in die Lage versetzt, die COWPER'sche Drüse eines erwachsenen Männchens und Weibchens von *Echidna* zu untersuchen. Leider waren die Tiere nur in toto in Alkohol conservirt, und erwies sich daher der Erhaltungszustand der Drüsen als ein für histologische Untersuchungen nur theilweise brauchbarer.

Die erste Frage, die in Angriff genommen wurde, war die nach dem Typus der Verästelung der Drüse. Wie schon erwähnt, beschreibt KEIBEL bei dem einen Entwickelungsstadium (Beuteljunges B) eine theilweise netzförmige Anordnung der Drüsensubstanz. Wir sehen an den dort in Textfig. 59a—59h abgebildeten Querschnitten die zum grössten Theile noch soliden, zum Theil aber bereits einen Hohlraum gewinnenden Epithelstränge an mehreren Stellen ringförmig geschlossen. Da nun BRAUS bei der COWPER'schen Drüse des erwachsenen Menschen einen theilweise netzförmigen Bau beschreibt, so erschien die Thatsache eines ähnlichen Verhaltens bei *Echidna* von Interesse. Immerhin war durch die Querschnitte allein nicht die genügende Klarheit zu gewinnen, und ich suchte dieselbe daher durch Herstellung von Plattenmodellen nach der BORN'schen Methode zu erreichen. Es wurden die COWPER'sche Drüse des Beuteljungen B und der proximale Abschnitt der COWPER'schen Drüse des Beuteljungen D reconstruirt. Ich gebe in Folgendem die Beschreibung der Modelle und füge jedesmal gleich die Beobachtungen über die feineren histologischen Verhältnisse des betreffenden Stadiums an.

COWPER'sche Drüse des *Echidna*-Beuteljungen B.
(Taf. LIX, Fig. 1.)

Der lange Ausführungsgang der COWPER'schen Drüse des *Echidna*-Beuteljungen B geht durch gleichmässige Erweiterung ziemlich rasch in einen grossen, unregelmässig gestalteten, etwas abgeplatteten Hohlraum über. Dieser ist mit einer Anzahl von mit ihrem freien Ende ventralwärts strebenden, schon ziemlich reich gegliederten, Drüsenläppchen besetzt, die, auf der cranialen Seite der Drüse scharf von einander abgesetzt, auf der caudalen Seite eine grössere zusammenhängende Masse bilden. Die Form dieser Läppchen und die Art ihrer weiteren Gliederung ist eine sehr merkwürdige. Wir sehen nämlich nicht, wie wir es sonst an Drüsen gewöhnt sind, ein baumförmig verästeltes tubulöses oder alveoläres Gangsystem vor uns; die erwähnten Läppchen erheben sich vielmehr als breite, flächenhafte, nach ihrem freien Ende zu noch an Ausdehnung gewinnende Platten aus der Wandung des centralen Raumes, und auch die weitere Aussprossung aus diesen Platten geschieht nicht in Form von rundlichen Zapfen und Höckern, sondern in Form von plattenähnlichen Erhebungen. Diese erscheinen wie unregelmässig verlaufende Mauern oder Wälle und erheben sich an vielen Stellen direct ringförmig von ihrer Basis, so dass mehr oder minder tiefe epitheliale Trichter oder Krater erscheinen. Die Oberfläche eines solchen Drüsenläppchens gewährt daher ein merkwürdiges, theils an die Oberfläche einer Wallnuss, theils an die eines Badeschwammes erinnerndes Aussehen. Die kraterförmigen Partien sind es nun auch, welche auf dem Querschnitt als epitheliale Ringe erscheinen und so einen netzförmiger Bau der Drüse vortäuschen. Thatsächlich finden wir aber in diesem Stadium keine Stelle, wo proximalwärts getrennte Epithelmassen in ihrem distalen Verlaufe sich vereinigten, also eine wirkliche Netzmasche vorhanden wäre. Dass bisweilen die Basis der plattenförmigen Epithelmassen von Gefässen durchbohrt wird und daher in dem Modelle durchlöchert erscheint, hat natürlich mit einer Netzform der Drüse nichts zu thun. Diese eben geschilderte Ausgestaltung der einzelnen Läppchen findet sich hauptsächlich an deren äusserer Seite, während ihre gegen den centralen Sammelraum gerichtete Fläche mehr oder minder frei von den secundären Erhebungen bleibt; dadurch kommt an dieser die Plattenform der einzelnen Läppchen besonders deutlich zum Ausdruck.

Da der Ausführungsgang in dem Momente seiner Erweiterung zum centralen Hohlraum der Drüse sich ventralwärts biegt und auch alle aus diesem entstehenden Drüsenläppchen mit ihrem freien Ende ventralwärts streben, so erstreckt sich die ganze Drüse in dieser Richtung, oder mit anderen Worten, der Ausführungsgang verlässt die Drüse auf der dorsalen Seite.

Der Ausführungsgang und die an denselben sich direct anschliessende Erweiterung besitzen ein Lumen. Man erkennt, dass dasselbe aus Verschmelzung isolirt entstandener kleinerer Hohlräume hervorgegangen ist, da es stellenweise noch von feinen cellulären Brücken durchsetzt wird. In die eigentlichen Drüsenläppchen erstreckt sich der Hohlraum nur an wenigen Stellen hinein.

Das Epithel trägt überall noch den Charakter undifferenzirter, rundlicher Zellen und ist auch da, wo schon ein Hohlraum vorhanden ist, noch nicht zu regelmässigen Schichten angeordnet.

COWPER'sche Drüse des *Echidna*-Beuteljungen D.
(Taf. LIX, Fig. 2a und 2b.)

Auch bei der COWPER'schen Drüse des Beuteljungen D sehen wir den langen Ausführungsgang an seinem Ende zunächst unter ventraler Umbiegung in einen grossen, abgeplatteten, also taschenförmigen Hohlraum übergehen. Von diesem entspringen wiederum hauptsächlich nach der ventralen und cranialen Seite hin eine grössere Anzahl von flächenhaft ausgedehnten Sprossen; sie enthalten alle einen Hohlraum und sind daher als flache Taschen anzusehen; auch der centrale Hohlraum theilt sich schliesslich in mehrere

solcher secundärer Taschen auf. Jede derselben bildet, mit reicher Verzweigung versehen, ein durch Bindegewebe abgegrenztes Läppchen der Drüse. Die weitere Verzweigung geschieht zunächst ebenfalls in gleicher Art, indem an diesen secundären Taschen nach der Aussenseite der Drüse hin wiederum flächenhafte Ausbuchtungen aufsitzen; so kommt ein complicirtes Hohlraumsystem zu Stande, das aber von vornherein nicht aus cylindrischen oder dieser Form sich nähernden Röhren besteht, sondern aus flachen, schlaffen Säcken ähnlichen Gebilden. Zu dem bis jetzt geschilderten Verzweigungssystem, das, wenn wir von dem Auftreten der Lumina absehen, dem im vorigen Stadium beschriebenen völlig gleicht, kommen nun aber noch neue Elemente hinzu. Wir finden an vielen Stellen der erwähnten secundären und tertiären Drüsenräume kleine knospenartige, theils schlauch-, theils birnförmige Sprossen, alle schon mit Hohlraum und, wie wir später sehen werden, mit einem charakteristischen Epithel versehen; es sind das erst die eigentlichen Drüsenendkammern. Die Oberfläche des Modelles gewinnt dadurch ein ungemein zierliches, blumenkohlähnliches Aussehen. Die ganze reichliche Verzweigung findet sich wieder hauptsächlich an der Aussenseite der Läppchen, während die gegen den centralen Raum gerichtete Fläche derselben glatt bleibt und in Folge dessen deutlich die Platten- oder Taschenform erkennen lässt. In diesem Stadium finden wir nun auch deutlich ausgesprochene Anastomosen proximalwärts getrennter Gangsysteme. Diese Anastomosen liegen im Gebiete der Drüsenendkammern und sind also offenbar erst secundär entstanden.

Ich gebe in der Taf. LIX, Fig. 2a und 2b zwei Abbildungen des Modelles. In Fig. 2a sehen wir dasselbe von der dorsalen Seite her. Wir erkennen den Ausführungsgang, der unter allmählicher Erweiterung in eine grosse, flache Tasche übergeht, ferner die nach der ventralen und cranialen Seite hin dieser centralen Tasche aufsitzenden Drüsenläppchen, die auf denselben in gleicher Weise wie im vorigen Stadium sich erhebenden wallartigen Gebilde, zwischen welchen wieder trichterförmige Vertiefungen bleiben, schliesslich die aus den genannten Erhebungen hervorsprossenden kleinen kugeligen oder birnförmigen Bläschen, welche die ganze Oberfläche viel feiner gegliedert erscheinen lassen als beim vorigen Modell. Fig. 2b zeigt uns das Modell von der ventralen Seite her, nachdem 2 der Drüsenläppchens von ihrer Basis abgetrennt wurden. Wir bekommen dadurch einen Einblick auf die innere, glatte Fläche einiger der übrigen Läppchen, erkennen deutlich ihre Form als platte Taschen und ihren Zusammenhang mit der centralen Tasche, ferner die Anastomose der peripheren Theile zweier getrennt aus dem centralen Raum entspringender Läppchen.

Was die histologischen Verhältnisse der Drüse in diesem Stadium anlangt, so lassen sich dieselben bei dem nicht sehr guten Erhaltungszustande des Präparates zwar nicht exact fixiren; doch sind immerhin einige unzweifelhafte Befunde bemerkenswerth. Das Epithel des Ausführungsganges und des gesammten grösseren Hohlraumsystems der Drüse besteht, nach der Anordnung und Form der Kerne zu schliessen, aus einem zweischichtigen cubischen Zellenlager; das Protoplasma der Zellen ist nur mehr in Resten vorhanden. Dagegen können wir die Auskleidung der Drüsenendkammern deutlich als ein einschichtiges niedercylindrisches Epithel erkennen, dessen grosse Zellen einen basal stehenden Kern und hellen Protoplasmaleib besitzen und durch deutliche Zellgrenzen von einander geschieden sind.

Zur Beurtheilung der geschilderten Befunde an den COWPER'schen Drüsen der Beuteljungen von *Echidna* erschien es mir wünschenswerth, dieselben mit den Drüsen der erwachsenen Thiere zu vergleichen und ich benutzte die mir gebotene Gelegenheit, dieselben mitzuuntersuchen.

COWPER'sche Drüse einer erwachsenen männlichen *Echidna*.

(Taf. LIX, Fig. 3a, 3b und Textfig. 1.)

Es stand mir zur Untersuchung ein ausgewachsenes männliches Exemplar von *Echidna* zur Verfügung. Dasselbe war in toto in Alkohol conservirt und theilweise schon präparirt. Dabei war leider ein

grosser Theil des Urogenitalapparates, so namentlich die Wurzel des Penis mit der Einmündungsstelle des Ganges der COWPER'schen Drüse und der Uebergang von Sinus urogenitalis und Enddarm in die Kloake verletzt.

Die COWPER'schen Drüsen liegen seitlich von der Kloake in dem Dreiecke zwischen der eigentlichen Kloakenmusculatur, den Adductoren des Oberschenkels und dem M. caudotibialis, eingebettet zwischen 2 Fascienblätter, als birn- oder keulenförmige Organe von 22 mm Länge, 11 mm Breite und 9 mm Dicke. Die Drüsen sind von einem unvollständigen Mantel quergestreifter Muskelfasern umgeben, die sich ventral in einer schmalen Raphe vereinigen, dorsal ein grösseres Feld frei lassen. Der dünne Ausführungsgang der Drüse dringt zwischen die circulären Bündel des M. sphincter cloacae ein, zieht zwischen diesen aufwärts und senkt sich cranial von der Insertionsstelle des M. levator cloacae (FEWKES) in das Gewebe des Penis ein. Die Länge des Ganges von der Drüse bis zu dieser Eintrittsstelle in den Penis beträgt 25 mm. Der Muskelmantel der Drüse setzt sich eine Strecke weit auf den Ausführungsgang fort und hängt durch ein schmales Bündelchen mit dem M. sphincter cloacae zusammen.

Ich bilde diese topographischen Verhältnisse, die im Allgemeinen schon von Ev. HOME richtig dargestellt wurden, in der Taf. LIX, Fig. 3a und 3b noch einmal ab und gehe auf ihre Schilderung, die sonst ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit liegt, etwas näher ein, um damit die falsche Wiedergabe derselben, die sich in der DISSELHORST'schen Arbeit findet, richtigzustellen.

Taf. LIX, Fig. 3a stellt die herauspräparirten Geschlechtsorgane der männlichen *Echidna* im Zusammenhang dar und lässt ausser den von HOME abgebildeten Theilen noch folgende Einzelheiten erkennen. Fast die ganze, in situ etwa 3 cm weit aus dem Beckenausgang nach unten herausragende Kloake ist von dem kräftigen M. sphincter cloacae umhüllt, an dem eine oberflächliche, flach unter der Haut ausgebreitete Portion (*sph.cl.sup.*), welche continuirlich in den allgemeinen Panniculus carnosus übergeht, und eine in die Tiefe reichende, ungefähr cylindrische Portion (*sph.cl.prof.*) unterschieden werden kann, die ventral mit einer medianen, etwa 4 mm breiten sehnigen Raphe versehen ist. Der Sphincter cloacae ragt so weit cranialwärts, dass gerade noch die aus der ventralen Wand der Kloake sich erhebende, von einer derben bindegewebigen Membran bedeckte Wurzel des Geschlechtsgliedes (*r.p.*) frei sichtbar wird. An dieselbe setzt jederseits ein schmales, aber kräftiges Muskelchen an; es ist der von FEWKES 1877 beschriebene, von den Proc. transversi des Steissbeins entspringende M. levator cloacae (*m.l.cl.*). Mit * ist die erwähnte zerstörte Stelle bezeichnet, an welcher der Uebergang von Sinus urogenitalis und Enddarm in die Kloake, sowie die Einmündung der Ausführungsgänge der COWPER'schen Drüsen in die im Geschlechtsglied verlaufende Samenröhre vernichtet ist. Der Ausführungsgang (*duct.*) der COWPER'schen Drüse (*gl.Cowp.*) ist hier nur bis zu der Stelle zu verfolgen, wo er zwischen die Bündel des M. sphincter cloacae eintritt. Der Muskel der COWPER'schen Drüse hängt bei *c* durch ein kleines Bündelchen mit dem M. sphincter cloacae zusammen. Bei ***m*** sieht man eine bisher noch nicht beschriebene, dünne, blasse, aus quergestreiften Fasern bestehende Muskelmasse, die sowohl vom Sacrum, als auch mit zwei etwas stärkeren Bündelchen (***m.i.***) von den beiden Processus ileopectinei entspringt, erst Sinus urogenitalis und Enddarm gemeinsam, nach unten zu auch den Anfang der Kloake umhüllt und sich unter den circulären Bündeln des Sphincter cloacae verliert. Die übrigen Theile der Zeichnung geben die Verhältnisse von Sinus urogenitalis, Darm, Hoden, Vas deferens im Wesentlichen in der gleichen Art wieder, wie sie auch in der Zeichnung von HOME dargestellt wurden.

Taf. LIX, Fig. 3b zeigt uns den unteren Theil des gleichen Objectes nach weiterer Präparation. Der Sphincter cloacae wurde aufgeschnitten und zur Seite zurückpräparirt, der nun frei vorliegende, an die ventrale Seite der Kloake durch lockeres Bindegewebe angeheftete Penis von der Kloake abgehoben, die Kloake von der Mündung her eine Strecke weit aufgeschnitten und der Schnitt gleich in die das caudale

Ende des Geschlechtsgliedes umgebende Penistasche verlängert, welche etwa 1 cm von der Kloakenöffnung entfernt in die Kloake einmündet. Wir erkennen den Penis (*p*) mit seiner aus 4 Lappen bestehenden und mit rückwärts gerichteten Hornzähnchen besetzten Glans (*gl.p.*). Das als directe Fortsetzung der Kloakenschleimhaut erscheinende Innenblatt der Penistasche oder des Praeputiums (*pracp.*) schlägt sich nach einem etwa 3 cm langen freien Verlauf bei *u* auf den Penis selbst über und bildet dessen äusseren Ueberzug, der nur an der Glans fest, sonst locker mit der Unterlage verbunden ist. Am Rücken des Penis ist dieser Ueberzug eine Strecke weit aufgeschlitzt und dadurch der direct darunter verlaufende M. retractor penis (*m.rt.p.*) sichtbar geworden. Das Aussenblatt der Penistasche, an welches das Innenblatt ebenfalls nur locker befestigt ist, erstreckt sich als derbe bindegewebige Membran bis zur Wurzel des Geschlechtsgliedes. An dieser erkennen wir wieder den Ansatz des M. levator cloacae und sehen jetzt, wie gerade dorsal von diesem der Ausführungsgang der COWPER'schen Drüse in das Gewebe des Penis eindringt. * bezeichnet wieder die verletzte Stelle des Präparates. Auf der ventralen Kloakenwand, zwischen dieser und dem Penis sieht man einige Bündel der tiefen Lagen des M. sphincter cloacae von einer Seite zur anderen schleifenförmig herüberkreuzen.



Fig. 1. Schnitt durch die COWPER'sche Drüse einer erwachsenen männlichen *Echidna*. Vergr. 10:1. *Qu. M.* Mantel aus quergestreifter Musculatur, *Gl. M.* glatte Muskelfasern, *Par.* Drüsenparenchym, *Sr.* spaltförmige Sammelräume, *I. B.* interlobuläres Gewebe.

Wie aus diesen Darlegungen, so ergiebt sich auch aus der nun folgenden Schilderung des histologischen Baues der Drüse, dass der DISSELHORST'schen Beschreibung und Abbildung unmöglich eine COWPER'sche Drüse zu Grunde gelegen haben kann.

Die histologische Conservirung der Drüse lässt leider, wie es ja bei der Art der Behandlung (das ganze Thier in Alkohol gelegt) nicht anders zu erwarten war, viel zu wünschen übrig. Der Alkohol ist nur da, wo die Muskelhöhle fehlt, also auf der dorsalen Seite der Drüse rasch genug in das Innere derselben vorgedrungen und hat an dieser Stelle eine leidliche Fixation bewirkt. Die übrigen Partien der Drüse sind mehr oder weniger zerfallen. Trotzdem lassen sich noch einige sichere Beobachtungen an dem Präparate anstellen. In den Textfigg. 1 und 2 gebe ich zwei Abbildungen, von denen die eine einen Querschnitt der Drüse bei schwacher Vergrösserung, die andere einen kleinen Theil desselben Querschnittes bei stärkerer Vergrösserung wiedergiebt.

Man erkennt in Textfig. 1 den Mantel quergestreifter Musculatur, der die Drüse umgiebt und nur an einer schmalen Stelle der dorsalen Seite unterbrochen ist. Ein kleines Bündel quergestreifter Muskeln dringt auch ins Innere der Drüse zwischen die Läppchen derselben ein. Unter dem quergestreiften Muskelmantel findet sich eine schmale Schichte glatter Musculatur, die an der erwähnten dorsalen Lücke des ersteren etwas kräftiger entwickelt ist. Ob glatte Muskelfasern auch im Innern der Drüse vorhanden sind,

lässt sich bei dem schlechten Erhaltungszustande derselben nicht mit Bestimmtheit sagen; jedenfalls können es nicht viele sein. Verhältnissmässig spärliches, Gefässe und Nerven führendes Bindegewebe trennt die einzelnen Drüsenläppchen von einander, und innerhalb dieser sind die epithelialen Theile ziemlich dicht gedrängt und nur durch wenige faserige Elemente von einander geschieden. Die von OUDEMANS beschriebenen innerhalb der Muskelschicht gelegenen, wellenförmig gebogenen Faserzüge, in denen OUDEMANS elastische Fasern vermuthete, sind nicht vorhanden. Dagegen ergab eine Färbung mit Orcein, resp. Kresofuchsin, dass feinste elastische Faserzüge in der bindegewebigen Umhüllung der gleich zu erwähnenden grösseren taschenförmigen Hohlräume enthalten sind.

Innerhalb der Drüsenläppchen selbst erkennen wir zunächst wieder eine Anzahl mehr oder minder grosser, mehr oder minder weiter spaltförmiger Hohlräume, wie wir sie bei den früheren Entwickelungsstadien als die von vornherein in so merkwürdiger Form angelegten ausführenden Theile der Drüse kennen gelernt haben, ausserdem aber nun eine grosse Masse von dicht gedrängt liegenden Drüsenendkammern. Leider war es in Folge der ungünstigen Fixation nicht möglich, das Gangsystem eines grösseren Theiles dieser erwachsenen Drüse zu modelliren, und ich muss daher die Frage offen lassen, ob auch hier netzförmige Verbindungen der Gangsysteme vorhanden sind. Nach den Bildern, die wir von der COWPER'schen Drüse des Beuteljungen D erhielten, ist es als sehr wahrscheinlich anzunehmen. Die Drüsenendkammern sind, wie an vielen Schnitten direct zu sehen ist, häufig verzweigt und haben theils tubulöse, theils mehr alveoläre Form, in ganz ähnlicher Weise, wie es BRAUS bei der menschlichen COWPER'schen Drüse beschreibt.

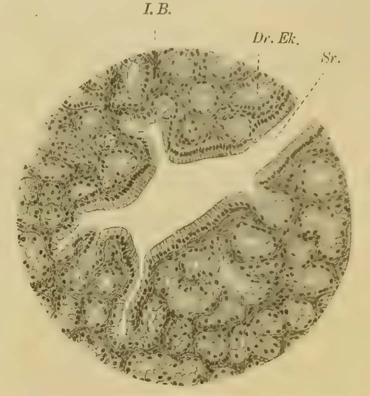


Fig. 2. Schnitt durch die COWPER'sche Drüse einer erwachsenen männlichen *Echidna* bei starker Vergrösserung. 200 : 1. *Sr.* spaltförmiger Sammelraum, *Dr. Ek.* Drüsenendkammern, *I. B.* intralobuläres Bindegewebe.

In Textfig. 2 sehen wir, dass das Epithel der Drüsenendkammern aus grossen, hellen, mit basalständigen, aber runden, nicht abgeplatteten Kernen versehenen Zellen besteht. Eine Schleimreaction mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin war an ihnen nicht zu erzielen. Das Epithel der spaltförmigen Hohlräume und des Ausführungsganges besteht aus einer einfachen Lage ziemlich hoher cylindrischer Zellen mit leicht ovalen, längsgestellten, aber ebenfalls basalständigen Kernen und einer etwas dunkler tingirbaren Aussenzone. An wenigen Stellen der grösseren Hohlräume finden wir das Epithel zu niedriger cubischer Form abgeplattet.

COWPER'sche Drüse einer erwachsenen weiblichen *Echidna*.

Die COWPER'schen Drüsen einer weiblichen *Echidna*, deren Lage und Einmündungsverhältnisse denen beim männlichen Thiere entsprachen, hatten eine Länge von 8, eine Breite und Dicke von 4 mm. Der Muskelmantel war nur schwach und nur an der ventralen Seite entwickelt.

Auch hier waren, da es sich nur um ein Spirituspräparat handelte, die histologischen Verhältnisse keine sehr günstigen; zwar war der Alkohol in die kleinere und weniger von Musculatur umhüllte Drüse etwas gleichmässiger eingedrungen, als es bei dem männlichen Exemplar der Fall war; dafür war die Fixation im Allgemeinen schlechter als an den wenigen guten Stellen in jenem.

Textfig. 3 giebt einen Querschnitt durch die Drüse wieder. Wir erkennen, dass quergestreifte Musculatur nur die eine Seite der Drüse bedeckt und nirgends zwischen die Läppchen derselben eindringt. Glatte Muskelfasern lassen sich im Innern ebenfalls nicht sicher nachweisen. Ein bedeutender Unterschied

gegenüber dem Bild, wie es uns die männliche Drüse bot, ist hier in der grossen Bindegewebsmenge gegeben, welche nicht nur die einzelnen Läppchen deutlich von einander trennt, sondern auch innerhalb derselben als reichliches Zwischengewebe zwischen den epithelialen Theilen vorhanden ist. Was diese letzteren betrifft, so sehen wir wiederum eine grosse Menge der dem ausführenden System angehörigen spaltförmigen Hohlräume, ausserdem die hier nicht so reichlich entwickelten Drüsenendkammern. Eine exacte Angabe über den Typus und die feinere Histologie der Drüsenendkammern lässt sich wegen der ungenügenden Fixation nicht machen. An den spaltförmigen Räumen lässt sich jedoch der unzweifelhafte, auffällige Befund erheben, dass an vielen Stellen ein deutliches zweischichtiges Epithel vorhanden ist, während dasselbe an anderen Orten einschichtigen Charakter hat. Im Allgemeinen zeigt die weibliche Drüse mehr noch das embryonale Aussehen als die männliche.



Fig. 3. Schnitt durch die Cowper'sche Drüse einer erwachsenen weiblichen *Echidna*. Vergr. 30:1. *Qu. M.* quergestreifte Musculatur, *Gl. M.* glatte Musculatur, *Par.* Drüsenparenchym, *Sr.* spaltförmiger Sammelraum, *I. B.* interlobuläres Bindegewebe.

Zusammenfassung.

Fassen wir zum Schluss die Resultate unserer Untersuchung kurz zusammen und gehen dabei von der ausgebildeten Drüse aus, so können wir etwa folgende Sätze aufstellen:

1) Die Cowper'sche Drüse von *Echidna* zeigt, entsprechend der Thatsache, dass sie die einzige accessorische Geschlechtsdrüse dieses Thieres darstellt, eine sehr kräftige Entwickelung. Sie ist, wie überhaupt die Cowper'schen Drüsen in der ganzen Wirbelthierreihe, ausgezeichnet durch einen starken Mantel quergestreifter Musculatur, durch einen sehr langen Ausführungsgang und durch ein wohl als Secretreservoir dienendes Hohlraumsystem am Beginne des Ausführungsapparates. Der Muskelmantel ist unvollständig, d. h. an der der Haut abgewendeten dorsalen Seite unterbrochen; er hängt mit dem M. sphincter cloacae zusammen.

2) Das Verzweigungssystem der Drüse ist ein ziemlich complicirtes. Der Ausführungsgang geht direct aus einem reich verästelten System flacher, taschenartiger Hohlräume hervor, die auf dem Querschnitte als die charakteristischen, auch von Oudemans schon hervorgehobenen spaltförmigen Lumina erscheinen. Diesen Hohlräumen sitzen erst wieder allseitig die aus grossentheils verästelten Tubuli, zum Theil auch Alveoli bestehenden secernirenden Theile der Drüse auf. Die Drüse wird durch Bindegewebe in einzelne Läppchen getheilt, die jedoch nicht streng von einander abgesondert sind; vielmehr finden sich an den peripheren Theilen Anastomosen zwischen den Gangsystemen benachbarter Läppchen, so dass wir der Drüse einen theilweise netzförmigen Bau zuschreiben müssen. Dieser zwar nur an dem älteren embryonalen Stadium festgestellte Befund lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit auf die fertige Drüse übertragen, von der allerdings in Folge der mangelhaften Erhaltung eine Modellirung nicht möglich war.

3) Die Cowper'sche Drüse von *Echidna* ist bei beiden Geschlechtern vorhanden, zeigt aber bedeutende Geschlechtsunterschiede. Sie ist beim männlichen Thiere ungleich grösser als beim weiblichen und zeigt

bei letzterem in vieler Beziehung einen zurückgebliebenen, dem embryonalen ähnlicheren Zustand. Das Zurücktreten der gesammten epithelialen Elemente gegenüber der reichlich vorhandenen bindegewebigen Zwischensubstanz, die geringe Entwickelung namentlich der secernirenden Endkammern, endlich das theilweise noch, wie beim unentwickelten Thiere zweischichtige Epithel des ausführenden Apparates sind in diesem Sinne zu deuten. Auch der Muskelmantel ist bei der weiblichen Drüse viel schwächer als bei der männlichen. Ob nicht beim männlichen Thiere auch noch Brunstveränderungen eventuell in Betracht kommen, muss ich allerdings dahingestellt sein lassen.

4) Die geschilderten, den Beginn des Ausführungsapparates darstellenden flachen Hohlräume sind nicht durch secundäre, etwa in Folge des Secretdruckes hervorgerufene Erweiterung eines ursprünglich vorhandenen cylindrischen Röhrensystems entstanden. Wir finden vielmehr einen unseres Wissens noch bei keiner Drüse beschriebenen Modus der Herausbildung des Gangsystems, indem von vornherein ein System verzweigter, taschenförmiger, reservoirähnlicher Hohlräume entsteht, das schon weit ausgebildet ist, ehe sich die eigentlich secernirenden Theile der Drüse anlegen.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Prof. KEIBEL für die Zuweisung der Arbeit und hülfreiche Unterstützung bei derselben, den Herren Prof. SEMON und Prof. FÜRBRINGER für die Ueberlassung des Materials herzlichen Dank aus.

Literatur.

Braus, H., Ueber den feineren Bau der Glandula bulbo-urethralis des Menschen. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.

Disselhorst, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere, Wiesbaden 1897.

— Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialier. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III, 2. Theil. Jenaische Denkschr. VI, 2. Theil.

Duvernoy, G. L., Fragment d'anatomie comparée sur les organs de la génération de l'Ornithorhynque et de l'Echidné. Mém. de la Soc. d'Hist. nat. de Strasbourg, T. I, 1830, Livr. 2.

Fewkes, J. W., Contributions to the Myology of *Tachyglossa hystrix* (*Echidna hystrix*). Bull. of the Essex Institute, Vol. IX, 1877.

Home, Ev., Description of the Anatomy of the *Echidna hystrix*. Philosoph. Transact., 1802, Part I.

Keibel, F., Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von *Echidna aculeata* var. *typica*. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III, 2. Theil. Jenaische Denkschr., Bd. VI, 2. Theil.

Mayer, C., Zur Anatomie von *Ornithorhynchus* und *Tachyglossus*. Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte, 1849.

Müller, Vit., Ueber die Entwickelungsgeschichte und feinere Anatomie der Bartholin'schen und Cowper'schen Drüse des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.

Oudemans, J. Th., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugethiere, Haarlem 1892.

Vlacović, P., Dell' apparechio sessuale dei Monotremi. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. IX, 1852.

Die

Spermiogenese der Monotremen.

Von

C. Benda,

Berlin.

Mit Tafel LX—LXIII.

Das Material functionirender Hoden australischer Säugethiere, welches mir aus R. SEMON's Sammlungen zur Bearbeitung anvertraut wurde, schien ein einheitliches Ganzes von Repräsentanten der niedersten Säugerfamilien zu bilden, bei denen man hoffen durfte, morphologische Verwandtschaft zu finden, zumal es sich um die Untersuchung von Vorgängen handelt, bei denen wir gewohnt sind, die wenigen durchforschten Typen als maassgeblich für ganze Thierklassen, ja für die ganze Thierbiologie zu betrachten. Die Untersuchung hat jedoch gelehrt, dass zwischen Monotremen auf der einen und den Marsupialiern auf der anderen Seite eine tiefe Kluft hinsichtlich der Spermiogenese liegt, die eine gesonderte Betrachtung beider Gruppen erheischt.

Sperma und Spermiogenese der Monotremen sind, so weit uns die Literatur zugängig gewesen, bisher nur in den Mittheilungen von K. v. BARDELEBEN, die sich auf dasselbe Material wie die folgenden stützten, behandelt worden. Die principiellen Abweichungen, die nach dem genannten Forscher zwischen dem Aufbau der genannten Elemente sowie ihrer Entstehung und dem Verhalten der bekannten nächststehenden Thiere bestehen sollen, liessen eine erneute Untersuchung wünschenswerth erscheinen, die in der That vielfach so wesentlich andere Ergebnisse brachte, dass eine alle Einzelheiten berührende Gegenüberstellung nicht möglich erscheint. Nichtsdestoweniger werden wir auf einzelne Befunde v. BARDELEBEN's zurückgreifen dürfen und sie auch mit der veränderten Deutung, die durch anderweitige Befunde bedingt wird, wohl in Einklang zu setzen vermögen. Die Unstimmigkeiten unserer Befunde dagegen dürfen auf die im Material gelegenen Schwierigkeiten zwanglos bezogen werden.

In kaum einem Gebiete der Gewebelehre hat der Zusammenhang zwischen der Untersuchung lebendeu und überlebenden Materials mit derjenigen des gehärteten im gleichen Maasse wie bei der Spermatologie auch jetzt noch, einer verfeinerten Methodik zum Trotz, die gleiche Bedeutung wie früher behalten. Die Kenntniss der Form und des Bewegungsmodus der reifen Monotremenspermien würde einige schwierige Auseinandersetzungen, die ich mit meinem geschätzten Voruntersucher über ihre Entwickelung abzumachen habe, wesentlich erleichtern. Ich bin nur insofern in einer glücklicheren Lage als dieser, als es mir gelang, noch in einigen Nebenhodenstücken beider vorliegenden Arten reife Spermien zu finden und zu isoliren. Diese sehen völlig anders aus als sämmtliche bekannten Säugethierspermien, während v. BARDELEBEN von der berechtigten Voraussetzung ausging, dass die Monotremenspermien einen analogen Aufbau haben müssten, wie die anderen Säugethierspermien. Dem nächstliegenden möglichen Einwand, dass meine Spermienexemplare durch härtende Reagentien Verunstaltungen erfahren haben, müsste ich durch die Demonstration der lebenden reifen Spermien begegnen. Da ich hierzu zur Zeit eben nicht im Stande bin, muss ich meine Behauptung dadurch stützen, dass ich zeige, dass das gleiche Bild bei verschiedenen Härtungen gefunden wurde, dass sowohl die Färbung der reifen Spermien, wie das Studium der Entwickelung einheitlich das gleiche Resultat ergeben, den Monotremenspermien eine höchst merkwürdige Sonderstellung in der Säugethierreihe anzuweisen [1]).

---

1) Soeben erhalte ich durch die Güte des Verfassers, G. RETZIUS, als Separatabdruck des XIII. B. neue Folge der „Biologischen Untersuchungen, Jena, Gustav Fischer 1906, seine Mittheilungen über die „Spermien der Monotremen". Der geschätzte Autor giebt hier, ohne Kenntniss meiner im August vorigen Jahres in Genf gemachten, inzwischen in den Verhandl. der anatom. Gesellschaft, XIX. Versammlung, Jena 1905 (ausgegeben am 11. December 1905) veröffentlichen Mittheilungen eine Schilderung der reifen Spermien von *Echidna* nach einem von ihm untersuchten, lebend erhaltenen Exemplar, welche die oben beklagte Lücke meines Materials in erfreulicher Weise ergänzt. Die Beschreibung und Abbildung entsprechen völlig den von mir gesehenen und demonstrirten Präparaten und Abbildungen. Eine durch meine histiogenetischen Untersuchungen bedingte abweichende Auffassung des von R. als Verbindungsstück bezeichneten Abschnitts, den ich im übrigen ganz wie der Genannte sehe, wird im Folgenden zu besprechen sein.

Material und Untersuchungsmethoden.

Die mir aus den Semon'schen Sammlungen zur Verfügung gestellten Monotremenhoden gehören mehreren *Ornithorhynchus*- und *Echidna*-Exemplaren an. Bei einigen Stücken finden sich Bemerkungen über die Jahreszeit der Entnahme: Juli und Oktober, einen Punkt, auf den ich nicht weiter einzugehen brauche, da keine wesentlichen Unterschiede im Zustande der Elemente gefunden wurden. Als Härtungsmittel waren theils Flemming'sche, theils Rabl'sche (wohl Pikrinsäure-Sublimatlösung), theils Müller'sche Flüssigkeit bezeichnet. Letzteres Material zeigte eine sehr ungenügende Erhaltung der Elemente, so dass es bei der Untersuchung ausschied. Die beiden anderen Conservirungen waren vielfach an etwas zu grossen Materialstücken, nämlich am ganzen Hoden, mit nur wenigen Einschnitten vorgenommen. Die Rabl'sche Flüssigkeit ist im Allgemeinen für das vorliegende Object kein ideales Härtungsmittel und lässt namentlich für die Zellleibstructuren im Stich, während die Kernbilder, besonders auch bei der Metamorphose der Spermiden, recht brauchbar sind; sie überraschte mich aber durch die gute Durchdringung, so dass ich Uebersichtsbilder auf dieses Material stützen konnte. Dagegen hatte das Flemming-Material, welches ich sonst für spermatogenetische Studien unbedingt vor allem bevorzuge, meist durch den erwähnten Umstand, der jedenfalls auch eine vorzeitige Zersetzung der angewandten Flüssigkeitsmengen bedingt hatte, gelitten, so dass nur kleine Stückchen, die von den der Einwirkung unmittelbar betroffenen Oberflächen entnommen wurden, sich als brauchbar erwiesen. Ich habe aber mit einigem Suchen aus solchen Stücken schliesslich Präparate gewonnen, die auf die meisten wichtigen cellularen Fragen Licht warfen.

Zur Färbung wurden Eisenhämatoxylin, theils mit Essigsäure- oder Salzsäure-Differenzirung (Chromatinfärbung), theils mit Eisenalaun- oder Boraxblutlaugensalz-Differenzirung (Centrosomenfärbung), ferner Eisenalizarin mit Nachfärbung von Toluidinblau und Kreosot-Differenzirung (Chromatin- und Centrosomenfärbung) oder Nachfärbung mit Krystallviolett und Essigsäure-Differenzirung (Mitochondriafärbung) verwandt. Ich bemerke gleich hier, dass die Conservirung für die letztgenannte Untersuchung am wenigsten ausreichte, und dass ich die hierfür verzeichneten Ergebnisse nur mit Fragezeichen versehen mittheile. Aus denselben geht jedenfalls hervor, dass die Elemente des Monotremenhodens diesen Bestandtheil des Zellleibs sicherlich ebenfalls besitzen. Seine Schicksale und besonders sein Antheil an dem Aufbau der Spermie konnte nicht mit solcher Sicherheit festgestellt werden. Immerhin habe ich noch schliesslich, als bereits meine vorläufige Mittheilung auf dem Genfer Anatomencongress gedruckt war, noch ein Stück eines *Echidna*-Hodens ausfindig gemacht, welches auf Grund einiger weiterer Verbesserungen der Methode, die mir noch gelangen, meinen schon vermuthungsweise aufgestellten Ergebnissen der Mitochondriaanordnung ein sicheres Substrat gegeben hat.

Der mikroskopische Bau des functionirenden Hodens.

Die functionirenden Hoden der beiden mir vorliegenden Monotremengattungen zeigen mikroskopisch eine ausserordentliche Uebereinstimmung im gesammten Aufbau der Samenkanälchen sowie in der Structur ihrer Elemente. Der einzige Unterschied liegt in der nicht unbeträchtlichen Grössendifferenz der ausgebildeten Spermien, die sich in weniger auffälliger Weise auch schon in Grössenunterschieden der samenbildenden Zellen, d. h. der Spermiden und ihrer Umwandlungsstufen erkennen lässt. Wir dürfen danach beide Gattungen gemeinschaftlich besprechen, wobei ich bemerke, dass für die gröberen Verhältnisse meine Beschreibungen vorwiegend auf einen trefflich in Rabl'scher Flüssigkeit conservirten *Echidna*-Hoden gestützt sind.

Die Samenkanälchen sind durch sehr schmale Blätter von interstitiellen Gewebe von einander getrennt. Letzteres enthält ausser den Blutgefässen die bekannten interstitiellen Zellen, die die gleichen Eigenschaften wie bei anderen Säugern zeigen. Krystalle habe ich in ihnen nicht gefunden, auch Fetttropfen sind nur spärlich vorhanden, dagegen enthielten sie stellenweise gelbbraunes Pigment. Die interstitiellen Zellen sind im Monotremenhoden nur spärlich ausgebildet. Man trifft sie nur in ganz schmalen Strängen an denjenigen Stellen, wo die interstitiellen Gewebsblätter zu grösseren Lücken zwischen den Kanälchen zusammenlaufen, dagegen fast nie da, wo die Peripherien zweier benachbarter Kanälchen genähert sind. Ein ähnliches Verhalten finden wir bei sehr vielen Säugern, besonders bei den Nagern, während bekanntlich andere, so Hengst, Eber, sich durch mächtige Anhäufungen der Zellen auszeichnen. Auch zu den Marsupialiern und Edentaten stellen sich die Monotremen durch dieses Verhalten der interstitiellen Zellen in gewissen Gegensatz, aus dem so viel zu erschliessen ist, dass die Entwickelung der interstitiellen Drüse, wie sie von den französischen Forschern genannt wird, keine phylogenetische Bedeutung hat. Man wird ihr vielmehr zweifellos eine physiologische Bedeutung zu vindiciren haben, auf deren Art allerdings die vorliegenden Daten noch kein volles Licht werfen. Dass dieselbe in einer inneren Secretion besteht, will mir in Hinblick auf die geringfügige Vertheilung der Capillaren innerhalb der interstitiellen Zellhaufen nicht einleuchten, weil diese Verhältnisse von denen der anderen Blutgefässdrüsen, wie Hypophysis, Nebenniere, ganz ausserordentlich abweichen. Der Vergleich mit den ganz entsprechenden Zellen des Rindenstromas der Ovarien führt auch dazu, ihnen mehr eine mechanische Function zuzuschreiben. Soviel ich sehe, kommen die reichlichen Anhäufungen interstitieller Zellen vorwiegend den Hoden mit ausgesprochenen Brunstperioden zu, während sie denjenigen mit fortdauernder samenbildnerischer Thätigkeit, wie den Nagethieren, fehlen. Ich vermuthe, dass die betreffenden Zellen durch ihr labiles Volumen, durch ihre schnelle Wucherungsfähigkeit berufen sind, die leeren Räume auszugleichen, die bei der Rückbildung der Samenkanälchen während der Functionspausen entstehen, ebenso wie sie den durch die Entleerung der Graaf'schen Follikel entstandenen Hohlraum als Corpus luteum ausfüllen. Die mangelhafte Entwickelung der interstitiellen Zellen bei den Monotremen würde meines Erachtens dafür sprechen, dass diesen eine fortdauernde Samenbildung zukommt. Mein Material gestattet die völlige Entscheidung dieser Frage nicht, aber ich finde eine gewisse Bestätigung darin, dass sowohl ein Hoden, der nach der Bezeichnung im Juli, also während des australischen Winters gesammelt wurde, wie ein solcher aus dem Oktober, also aus dem Beginn des Frühjahrs, beide volle Spermatogenese aufweisen. Ich gebe diese Hypothese, um zur Sammlung weiterer vergleichender Daten in dieser Richtung anzuregen.

Den Hauptbestandtheil der Schnittbilder nehmen die in mannigfachen Richtungen getroffenen gewundenen Samenkanälchen ein. Dieselben sind von einer ziemlich zarten lamellösen Haut umgeben, in der mit Hülfe von Orcein und der Weigert'schen Elastinfärbung spärliche, sehr zarte elastische Fasern erkennbar sind. Der Durchmesser der Samenkanälchen beträgt bei *Ornithorhynchus* etwa 325 μ, bei *Echidna* durchschnittlich 375 μ, von denen bei ersterem ca. 90, bei letzterem Thiere etwa 110 μ ringsum durch das geschichtete Epithel eingenommen werden, so dass ein Lumen von ca. 150 μ bei beiden Species übrig bleibt.

Das Epithel besteht in seiner Hauptmasse aus den germinativen Zellen, die concentrische Schichtung erkennen lassen, und den vegetativen Zellen, die die Lagen der germinativen Zellen in einigermaassen regelmässigen Abständen, radiär gegen das Lumen gerichtet, durchbrechen. Letztere Zellen zeigen sich im Zustand der Verbindung (Symphorese) mit Samenfäden oder deren Entwickelungsformen, die ich als Samenbildner (Spermioplasten) bezeichne. Durch diese Anordnung schliesst sich der Gesammthabitus der Kanälchen im Allgemeinen dem gewohnten Bilde des Amniotenhodens an. Trotzdem sehen aber die Samenkanälchen der Monotremen, wenn man in der Erwartung, hier das gewohnte Bild des Säugethierhodens wieder-

zufinden, an sie herantritt, so fremdartig aus, dass ich beim ersten Anblick Zweifel empfand, ob nicht eine Verwechslung des Materials stattgefunden haben könnte, und erst durch das Auffinden von typischen Säuger-Blutkörperchen im Lumen der Blutgefässe diesen Argwohn ausschliessen konnte. Das Auffälligste und Ungewohnteste sind die ungeheuren Massen von Spermienbündeln, die innerhalb des Epithels in kurzen annähernd gleichen Zwischenräumen in allen Kanälchendurchschnitten gleichmässig sichtbar sind, während wir sie bei den Säugern stets nur in einer beschränkteren Zahl von Kanälchenquerschnitten zu finden pflegen und eine grosse Anzahl von Querschnitten nur Bündel von Entwickelungsstadien der Spermien (Spermioplastenbündel) oder weder Spermien- noch Spermioplastenbündel, sondern ausschliesslich Zellen, germinative und vegetative, enthält. Bei den Monotremen besteht, wie hier besonders in die Augen fällt, jede der genannten Bildungen aus einer der Kanälchenmembran sockelartig aufsitzenden, kernhaltigen, sich lang nach innen streckenden Zelle, der Sertoli'schen oder Fusszelle und dem eigentlichen, gegen das Kanälchenlumen gewandten Bündel. Dieses ist aus langen, zum Theil fadenförmigen, zu lockeren Spiralen gewundenen Gebilden zusammengesetzt, die von allen bei den Säugern bekannten Spermienformen völlig abweichen. Bei genauerem Suchen erkennt man, dass nicht alle Bündel die gleichartigen Gebilde enthalten, sondern dass einzelne Bündel gestrecktere und breitere Formen als andere aufweisen, ferner dass vielfach in ein und demselben Bündel gestreckte und schraubenförmige Gebilde neben einander vorkommen. Diese Form finden wir bereits durch v. Bardeleben völlig zutreffend abgebildet. Auch die von diesem Autor gesehenen, nach dem Lumen zu in einen kugeligen Knopf auslaufenden Gebilde, die er mit Kirschen vergleicht, konnte ich hin und wieder sehen, doch möchte ich gleich bemerken, dass es sich hier um atypische, nicht zum normalen Entwickelungsgang der Spermien gehörige Bildungen handelt. Auch bei sorgfältigstem Suchen gelingt es nicht, Bündel zu finden, die die ersten Entwickelungsstadien der Spermien, nämlich die Uebergangsformen zu den Samenzellen, Spermiden, enthalten, wie man das nach den Erfahrungen in anderen Säugerhoden erwarten darf, eine Thatsache, die v. Bardeleben veranlasste, auf einen von dem der Säuger abweichenden Entwickelungsgang der Spermien zu fahnden. Wie wir sehen werden, beruht die bedeutungsvolle Abweichung von den anderen Säugern darauf, dass jene Entwickelungsformen ausserhalb der Bündel, im Epithel selber aufgesucht werden müssen.

Ferner fallen, allerdings in etwas geringerem Grade, die Kleinheit, die reichliche und unregelmässigere Schichtung der germinativen Zellen in die Augen. Auch die Bilder der Vermehrungs- und Reifungstheilungen, die vielleicht im Ganzen reichlicher als bei den meisten Säugerhoden aufzufinden sind, zeigen unregelmässigere Herde, es fehlt bei ihnen, sowie bei der gesammten Anordnung der germinativen Zellen die in dem Säugerhoden zu beobachtende streng gesetzmässige Beziehung zu den Umwandlungsstadien der Spermiden. Wir suchen in Folge dessen auch im Monotremenhoden vergeblich nach jenen „Typen" der Epithelstructur, die in allen Säugerhoden wiederzufinden sind, und die darauf beruhen, dass jeder Phase der Umbildung von Spermiden zu Spermien ganz bestimmte Entwickelungsvorgänge aller übrigen germinativen Zellen des Kanälchenepithels nebenher laufen. Immerhin lässt sich unter dem Vorbehalt, dass durch eine gewisse Willkürlichkeit im Ablauf der Vorgänge unstimmige Bilder (Taf. LX, Fig. 5 und 6) vorgefunden werden, durch sorgfältige Vergleichung zahlreicher Bilder der Epithelstructur der Entwickelungsgang ungefähr folgendermaassen analysiren und durch die Zeichnungen Taf. LX, Fig. 1—4 belegen:

1) Wenn die Metamorphose einer Spermidengeneration so weit abgeschlossen ist, dass ein Schub Spermien (*F*) für die Ausstossung aus dem Epithel bereit ist, hat eine zweite Spermidengeneration (*E*) etwa die Hälfte ihrer Metamorphose vollendet und umgiebt als lockeres Bündel gestreckter Spermioplasten die reifen Spermien. Eine dritte Spermidengeneration (*D*) ist soeben entstanden. Eine Spermiocytengene-

ration (C) bereitet sich für die Reifungstheilungen vor. Eine zweite Spermiocytengeneration (C) rückt als Ersatz aus der Spermiogonienschicht vor. Die Wandschicht enthält spärliche Spermiogonien (B) (Taf. LX, Fig. 1).

2) Nach Ausstossung der reifen Spermien nehmen die im Bündel zurückgebliebenen Spermioplasten das ganze Bündel ein, sie beginnen sich zu schlängeln und treten damit in ihre vierte Entwickelungsphase (siehe unten und Taf. LXIII, Fig. 20 E_{18}). Die nächste Spermidengeneration macht ihre ersten Umwandlungsphasen durch (Taf. LXIII, Fig. 17 und 18), wandelt sich damit in Spermioplasten um. Die ältere Spermiocytengeneration ist wenig verändert, die zweite Spermiocytengeneration in frühen Vorbereitungsstadien (Taf. LXI, Fig. 8 C_{3-5}) formirt sich zu einer Schicht. In der äussersten Schicht finden die Vermehrungstheilungen der Spermiogonien statt (Taf. LX, Fig. 2).

3) Die älteren Spermioplasten treten in die fünfte Umwandlungsphase (Taf. LXIII, Fig. 22) und bilden ein dichtes Bündel. Die jüngeren Spermioplasten treten in die dritte Phase (Taf. LXIII, Fig. 19). Die beiden Spermiocytengenerationen machen die nächsten Vorbereitungsstadien durch, die Differenzirung einer neuen Spermiocytengeneration beginnt in der äussersten Zone (Taf. LX, Fig. 3).

4) Die älteren Spermioplasten stehen unmittelbar vor der Reifung, die jüngeren lagern sich innerhalb der dritten Entwickelungsphase an die Bündel und zeigen die ersten Erscheinungen der Symphorese. Die ältere Spermiocytengeneration tritt in die Reifungstheilungen, aus denen zunächst Spermiocyten zweiter Ordnung (Ebner'sche Zellen) und alsdann Spermiden hervorgehen. Die zweite Spermiocytengeneration rückt etwa im Vorbereitungsstadium C_6 (Taf. LXI und LXII) in die Stelle der ersten ein. Die Ersatzspermiocyten im Stadium C_2 vergrössern sich und heben sich in der Randschicht ab. Nach Abschluss der Reifungstheilungen ist wieder das Bild No. 1 erreicht (Taf. LX, Fig. 4).

Wir sehen also, dass das Epithel der Samenkanälchen bei den Monotremen ausser den Spermiogonien gewöhnlich vier Generationen von germinativen Zellen enthält, von denen zwei im Vorbereitungsstadium der Reifungstheilungen, zwei in der Spermiohistogenese begriffen sind. Abweichungen kommen allerdings, wie gesagt, vielfach vor.

Zur Kennzeichnung dieser Besonderheiten muss ich etwas weiter auf die vergleichende Histologie des Amniotenhodens zurückgreifen; ich stütze mich hierbei auf meinen auf dem Genfer I. internationalen Anatomencongress gehaltenen Vortrag, der diesen Gegenstand behandelte.

Die morphologischen Klassenmerkmale der functionirenden Hoden stehen in inniger Beziehung zu tiefgreifenden physiologischen Verschiedenheiten. Von denjenigen Evertebraten ausgehend, bei denen überhaupt das Individuum nur zu einer einmaligen Samenbildung befähigt ist, und somit das gesammte Material an germinativen Zellen bei dieser Function zu Spermien umgewandelt wird, kommen wir zu einer bei Evertebraten und niederen Wirbelthieren häufigen Einrichtung, die wiederholte oder fortgesetzte Samenbildungen dadurch ermöglicht, dass bei jeder einzelnen Samenbildung die germinativen Zellen einzelner Hodenabschnitte zu Spermien aufgebraucht werden, und bei jeder Wiederholung des Vorganges neue Abschnitte in Thätigkeit treten. Dieses Verhältniss findet sich im Wirbelthierkreis bei Fischen und urodelen Amphibien. Bei den anuren Amphibien und vielleicht, soweit mein Material eines Protopterushodens, den ich R. Burckhard (Basel) verdanke, zu vermuthen berechtigt, auch schon bei Dipnoern finden wir zuerst die Erscheinung, dass ein und derselbe Hodenabschnitt wiederholt bei der Samenbildung functionirt; das geschieht in der Weise, dass bei jeder Samenbildung eine Anzahl germinativer Zellen übrig bleibt, von der zunächst eine Ergänzung des Zellmaterials und alsdann eine neue Samenbildung ihren Ausgang nimmt. Bei dieser Einrichtung folgt jeder Samenproduction eine längere Ruhepause und jede Brunstperiode besteht in einer einmaligen Samenproduction.

Bei den Amnioten endlich ist der Hoden entweder während der ganzen Pubertät oder während jeder einzelnen Brunstperiode zu einer ununterbrochenen Samenproduction befähigt, indem jeder einzelne Abschnitt in schnell sich folgenden Perioden eine vielfach wiederholte Samensecretion leistet.

Die bei dieser Function betheiligten zelligen Hodenelemente sind bei den Wirbelthieren und weit hinab bei den Evertebraten von einer erstaunlichen Aehnlichkeit der Structur und einer erstaunlichen Analogie der an jedem einzelnen stattfindenden Vorgänge. Ueberall finden wir als Ausgangspunkt der functionellen Entwickelung die Spermiogonie, den directen Abkömmling der embryonalen Urgeschlechts-

zelle. Die Spermiogonien erzeugen durch eine Reihe von Theilungen, den Vermehrungstheilungen, gleichartige Zellen, Spermiogonien. Die letzte Generation dieser Theilungen stellt die Spermiocyten dar; dieselben gehen nach complicirten Umformungen des Kerns zwei Theilungen, die Reifungstheilungen, ein. Aus diesen gehen je 4 Spermiden hervor. Unter einer, bei den verschiedenen Ordnungen etwas verschiedenartig ausgeprägten Betheiligung der vegetativen Zellen, der Symphorese WALDEYER's, wandeln sich die Spermiden in die Spermien um.

Während nun diese Vorgänge bei Evertebraten und niederen Wirbelthieren in grosser Einfachheit nach einander ablaufen, und nur stellenweise, z. B. bei den Schnecken und bei den anuren Amphibien, die Bilder dadurch complicirt werden, dass die Nachbarelemente oft in weit von einander liegenden Stadien dieser Vorgänge betroffen werden, finden sich bei den Amnioten völlig abweichende complicirte Verhältnisse in der Anordnung der Elemente. Dieselben lassen sich dahin analysiren, dass die gleichen hier skizzirten Vorgänge sich an jeder Wandstelle des Samenkanälchens mit einem Ineinandergreifen der Phasen gleichzeitig neben einander abspielen. Hierbei erfolgt ein continuirliches Vorschieben neuer Generationen germinativer Zellen von der Peripherie der Samenkanälchen, in der die Spermiogonien liegen, zu dem Lumen, in dessen Nähe die Metamorphose der Spermiden beginnt, und schliesslich eine seitliche Verschiebung der in Umwandlung begriffenen Zellgeneration in die durch die vegetativen Zellen gebildeten Radien, in denen die Umwandlung der Spermien ihren Abschluss findet.

Die concentrische Schichtung des Epithels, die wir am Amniotenhoden finden, entspricht der Aufeinanderfolge mehrerer, in verschiedenen Stadien der Entwickelung begriffener Generationen germinativer Zellen, die Radien enthalten die älteste, der Spermienreifung entgegeneilende Generation.

Diese Verhältnisse gleichen sich im Grossen und Ganzen bei Säugern und Sauropsiden. Die Unterschiede bestehen nur darin, dass das Vorrücken und die Entwickelungsvorgänge bei den Säugern auf das genaueste mit der Symphorese und dem Umwandlungsprocess der Spermiden in einander greifen. Die Umwandlung einer Spermidengeneration beginnt erst, wenn die reifen Spermien aus dem Epithel ausgestossen werden. Sie wird durch die Symphorese in der Weise eingeleitet, dass sich die Spermioblasten mit den SERTOLI'schen Zellen in Verbindung setzen und mit denselben zu Bündeln gruppiren. Kurz vor der Reifung der Spermien werden durch die Reifungstheilungen der nächsten Spermiocytengeneration neue Spermiden gebildet. Nach Vollendung der Reifungstheilungen beendet die nächste Spermiocytengeneration ihre Vorbereitungen für die Reifungstheilungen und zwischen den Reifungstheilungen zweier Spermiocytengenerationen haben die Theilungen der Spermiogonien und die Rangirung einer neuen Spermiocytengeneration statt. Dazu kommt, dass bei den Säugern (mit Ausnahme des Menschen) im Samenkanälchen ein regelmässiger, wellenförmiger Ablauf der Function erfolgt, der es bedingt, dass jeder Kanälchenquerschnitt im Allgemeinen nur ein einziges Functionsstadium enthält, welches sich in dem gleichartigen Verhalten aller in dem Querschnitt vorhandenen Spermiden oder ihrer Umwandlungsformen, aller Spermiocyten und aller Spermiogonien ausspricht. Schliesslich ist für den Säugerhoden noch charakteristisch, dass sich zwischen je zwei durch die Umwandlung einer Spermidengeneration zu Spermien gekennzeichneten Samenbildungsperioden regelmässig ein Ruhestadium einschiebt, während dessen innerhalb des Epithels weder reife Spermien, noch Umwandlungsstadien aufgefunden werden, sondern das Epithel lediglich aus drei concentrischen Schichten: einer einreihigen Schicht junger Spermiogonien, einer einreihigen Schicht von Spermiocyten und einer vierreihigen Schicht von Spermiden besteht, und dazwischen in regelmässigen Abständen die SERTOLI'schen Zellen mit frei gegen das Lumen auslaufendem centralen Ende eingestreut sind.

Hiergegen zeigen die Sauropsiden nach verschiedenen Richtungen Abweichungen. Erstens findet sich im Allgemeinen eine ziemlich unregelmässige Durcheinanderwürfelung der Functionsstadien innerhalb des Epithels, so dass wir nebeneinander in einem Kanälchendurchschnitt bald reife Spermien, bald beliebige Umwandlungsstadien finden. Dieses Merkmal hat keine einschneidende Bedeutung, weil es merkwürdiger Weise auch dem menschlichen Hoden zukommt. Während aber beim menschlichen Hoden die jeder einzelnen Spermiengruppe umgelagerten germinativen Zellen den Zellersatz genau nach denselben Gesetzen wie bei den anderen Säugern ausführen, und so der charakteristische Typus der Säugerspermiogenese auch beim Menschen in jedem kleineren Ausschnitt der Samenkanälchen unverkennbar wiedergefunden wird, verläuft der Zellersatz bei den Sauropsiden ziemlich unregelmässig und meist wahrscheinlich stürmischer als bei den Säugern. Die Bilder sind hier so wechselvoll, dass sie sich nicht in einfache Schemen zwängen lassen. Sicherlich greift das Vorrücken der Zellgenerationen, der Ablauf der Vermehrungs- und Reifungstheilung nicht mit der gleichen Gesetzmässigkeit in die Umbildungsphasen ein. Während bei den Säugern im Verlauf einer Samenbildungsperiode ausser den Spermioplasten und den Spermiogonien höchstens zwei Zellgenerationen als Spermiocyten in Vorbereitung sind, können wir bei den Sauropsiden drei treffen, da noch vor Ablauf der Spermienreifung schon neue Spermiden und zwei Generationen Spermiocyten erkennbar sind. Hierauf beruht die reichere Schichtung des Epithels.

Auch der Beginn der Spermidenmetamorphose ist bei den Sauropsiden nicht in dem gleichen Grade von der Ausstossung der reifen Spermien und der Symphorese abhängig, wie bei den Säugern. Das äussert sich in verschiedenen Phänomenen des Sauropsidenhodens. Einerseits verlaufen die ersten Stadien der Metamorphose stets ohne eine deutliche Beziehung zu den SERTOLI'schen Zellen, indem die Spermioplasten zunächst in der Lagerung der Spermiden, d. h. in einer breiten mehrreihigen Schicht neben dem Lumen deutliche Veränderungen im Sinne der Spermienbildung durchmachen, gleichviel ob die SERTOLI'schen Zellen noch mit Spermioplasten oder Spermien der vorhergehenden Periode in Verbindung sind. Bei einigen Reptilien, so bei Lacerta scheint die Umwandlung häufig erst nach der Ausstossung der Spermien zu beginnen, so dass hier ähnlich wie bei den Säugern an vielen Stellen der Kanälchen zwischen zwei Samenbildungsperioden Ruhestadien eingefügt sind. Doch da an anderen Stellen das gleich zu beschreibende Verhältnis auch bei Lacerta besteht, wäre zu erwägen, ob sich hier nicht Unregelmässigkeiten in Folge der Gefangenschaft einstellen, und bei voll functionirenden Hoden ein unmittelbares Ineinandergreifen der Samenbildungen statthat, wie ich das meist bei Sauropsiden fand. In den meisten Fällen, so besonders bei *Hatteria, Crocodilus* und den von mir untersuchten Vögeln beginnt die Metamorphose schon früher, als die Reifung der vorhergehenden Generation abgeschlossen ist, so dass die ersten Stadien der Umwandlung schon zwischen den reifenden Spermioplastenbündeln aufzusuchen sind, wo sie leicht übersehen werden. Das Auffälligste ist aber gerade bei dieser Kategorie von Hoden, zu der *Hatteria, Crocodilus, Fringilla* gehören, dass auch unverkennbare Erscheinungen der Symphorese an den Spermioplasten bereits auftreten, ehe die alten Spermien die Verbindung mit den SERTOLI'schen Zellen gelöst haben und aus dem Epithel ausgestossen sind. Man beobachtet nämlich, dass die polare Richtung und die Zusammenlagerung der Spermioplasten zu Bündeln bereits zu dieser Zeit eintritt und sich die jüngere Spermioplastengeneration dann mantelartig um ein Spermioplasten- oder Spermienbündel lagert, welches den axialen Theil der SERTOLI'schen Zelle einnimmt. Wir erkennen dann weiter, dass jedes Mal zu dem Zeitpunkt, wo das ältere, axiale Spermienbündel aus dem Epithel ausgestossen wird, die peripherischen Spermioplasten bereits ein fortgeschrittenes Stadium der Metamorphose erreicht haben, so dass sie fast wie reife Spermien aussehen. Diese Verhältnisse bringen es mit sich, dass derartige Hoden nirgends jenes interimistische Ruhestadium des Epithels, welches für die Säugerhoden typisch ist, zeigen, sondern überall in gleichmässiger Vertheilung durch die Samenkanälchen SERTOLI'sche Zellen mit reifen oder fast reifen Spermien enthalten, ein Bild, welches von *Fringilla* am bekanntesten ist.

Es ist nach diesen Auseinandersetzungen handgreiflich, dass der Gesammthabitus des Samenkanälchens der Monotremen, wie er sich in der Schichtung des Epithels, der Vertheilung und Zusammensetzung der Spermienbündel ausweist, sich in hohem Grade an Typen annähert, die wir bei den Sauropsiden finden, und sich von dem Typus der Säuger entfernt. Wir gehen nunmehr zur Untersuchung der Einzelheiten über.

Die germinativen Hodenzellen.

I. Spermiogonien (B).

Trotz der geschilderten Unregelmässigkeiten im Vorschub der Ersatzzellen sehen wir auch im Monotremenhoden die allen Amnioten zukommenden Grundgesetze in der Lagerung und im Bau der germinativen Zellen gewahrt. Die Stammzellen, Spermiogonien liegen in der der Kanälchenmembran anstossenden peripherischen Schicht. Hier sind sie meistentheils nur durch einzelne Zellen vertreten, die in grösseren Zwischenräumen, getrennt durch die Fussplatten der SERTOLI'schen Zellen, der Membran mit der äusseren Oberfläche platt anliegen, während die innere Oberfläche als Meniscus nach innen vorspringt. Die Spermiogonien haben wie alle germinativen Zellen eine scharfe äussere Begrenzung, die ich für eine äusserst zarte Membran ansehe. Die platte Form stellt den Ruhezustand der Spermiogonien dar. In diesem Zustande sind sie von erheblicher Grösse, der Längsdurchmesser beträgt bis 15 μ, die Höhe etwa die Hälfte; letztere Dimension wird fast vollständig von dem Dickendurchmesser des meist kugeligen Kerns ausgefüllt. Der Kern wird von einer starken achromatischen Membran begrenzt; er enthält ein zartes achromatisches Gerüst, in dem einige rundliche Chromatinkugeln von verschiedener Grösse erkannt werden. Die grössten imponiren als Nucleolen, ohne besondere Färbbarkeit zu zeigen. Der Zellleib zeigt ein sehr

zartes Fadenwerk, welches sich zu einer unscharf begrenzten, seitlich vom Kern gelegenen Sphäre verdichtet. Dieselbe enthält ein Diplosom. In der Peripherie der Sphäre lassen sich mit geeigneter Methode spärliche Mitochondria darstellen, von denen wenige auch sonst im Zellkörper vorkommen.

Die periodischen Vermehrungen der Spermiogonien finden im Monotremenhoden in gleicher Weise, wie bei anderen Amnioten statt, nur dass sie nicht im gleichen Maasse wie bei den anderen Säugern an eine bestimmte Phase der Spermienentwickelung gebunden sind. Die Vermehrungstheilungen sind, wie Taf. LXII, Fig. 11 zeigt, typische, durch Anordnung der Fäden den somatischen durchaus analoge. Eine Zählung der Chromosomen ist mir nicht gelungen, doch ist zu vermuthen, dass sie den somatischen gleichen. Durch die Vermehrungstheilungen wird eine continuirliche Lage von Spermiogonien in der peripherischen Schicht des Epithels gebildet, die nur durch die Fusszellen unterbrochen ist. Die aus diesen Theilungen hervorgehenden Spermiogonien sind, soweit ich sehen kann, unter einander gleichartig, von der gleichen Höhe wie die ruhenden, aber erheblich kürzer, so dass sie etwa cubisch erscheinen. Auch die Kerne gleichen bis auf einen etwas grösseren Reichthum an Chromatinbrocken den ruhenden. Der grösste Theil der durch die Vermehrungstheilungen producirten Spermiogonien rückt alsdann aus der peripherischen Schicht nach innen und wandelt sich in Spermiocyten um.

Dieser Vorgang ist ebenfalls ganz der gleiche wie bei anderen Amnioten. Ich möchte aber Gelegenheit nehmen, hier kurz auf eine, wie es scheint, verbreitete Anschauung dieses Vorganges hinzuweisen, die sich auch von meinen früher bei anderen Säugern verschiedentlich gegebenen Darstellungen unterscheidet, und die ich für irrig halte. Es wird versucht, den Vorgang der Spermiocytenbildung der Amnioten mit dem der Anamnier und Evertebraten in vollständige Analogie zu bringen. In den letztgenannten Klassen gehen von den Ursamenzellen (Archispermiocyten Waldeyer) eine Reihe von Vermehrungstheilungen aus, die zuerst grosse, dann kleine Spermiogonien produciren, und deren letzte Generation die Spermiocyten darstellt. Jeder Archispermiocyt löst sich also auf diesem Wege schliesslich in eine Generation von Spermiocyten auf. Wo, wie bei den Anuren, zwischen den Spermiocytenballen Spermiogonien übrig bleiben, die für spätere Vermehrungen reservirt sind, kann das nur in der Weise vor sich gehen, dass entweder Archispermiocyten oder Spermiogonien vorkommen, die sich zunächst an den weiteren Vermehrungstheilungen nicht betheiligen. Es liegt natürlich nahe, bei den Amnioten ähnliche Verhältnisse vorauszusetzen. Es wäre ja möglich, dass die Spermiogonien, die wir in der äusseren Epithelschicht wiederfinden, nachdem ein Schub Spermiocyten nach innen vorgerückt ist, immer einen Bestand repräsentiren, der bei den letzten Vermehrungstheilungen nicht mitgewirkt hat, während die Tochterzellen der letzten Vermehrungstheilungen sämmtlich Spermiocyten werden. Hiergegen spricht der Umstand, dass nach Ablauf der Vermehrungstheilungen alle Zellen im Wesentlichen gleichartig sind, und wir zunächst, wie v. Lenhossék mit Recht hervorhebt, durchaus keine Zellen in der peripherischen Schicht vorfinden, die die gewöhnlichen Merkmale der ruhenden Spermiogonien besitzen, und übrigens eben so wenig solche, die sich zweifellos als die künftigen Spermiocyten kennzeichnen. Ich meine aus diesem Bilde (Taf. LXI, Fig. 7 B_2) schliessen zu müssen, dass bei den Amnioten aus den Vermehrungstheilungen Spermiogonien hervorgehen, aus denen sich ein Theil zu Spermiocyten differenzirt, während der andere als Reservespermiogonien in den Ruhezustand zurückkehrt.

Ich sehe also diesen Vorgang bei den Monotremen ebenso, wie ich ihn früher für die übrigen Säuger geschildert habe, und hier, ebenso wie bei den übrigen Amnioten stets wieder bestätigt fand. Die Schilderungen, die v. Ebner und v. Lenhossék hiervon geben, entsprechen den meinigen. Der letztere Autor sieht sich veranlasst, für die neu entstandene Spermiogoniengeneration noch den besonderen Namen der Uebergangsspermiogonien vorzuschlagen, obgleich sich für dieselben wohl kein anderes Merkmal auffinden liesse, als die chromatinreicheren Kerne, die durch die eben abgelaufenen Theilungen bedingt sind, und die durch die dichte Zusammendrängung und die Jugend der Zellen bedingte Kleinheit. Ich führe ferner gegen diesen Vorschlag an, dass hierdurch das allerdings auffallende, aber doch ganz charakteristische Verhältniss verschleiert wird, durch welches sich eben die Amniotenspermiogonien von den niedriger stehenden Klassen unterscheiden. Da, wie auch v. Lenhossék anerkennt, ein Theil dieser sogenannten Uebergangsspermiogonien wieder in den Zustand der gewöhnlichen Spermiogonien zurückkehrt, ist eben der Beweis geführt, dass diese Zellen thatsächlich trotz ihres eigenen Kernverhaltens noch Spermiogonien sind, während bei den Anamniern und Evertebraten nur Spermiocyten aus der letzten Vermehrungstheilung

hervorgehen. Bei den Amnioten sind die Spermiocyten dagegen eine Differenzirung der neuen Spermiogoniengeneration. Die Angaben SCHÖNFELD's und REGAUD's, die unter einander gewisse Verschiedenheiten der Auffassung zeigen, begegnen sich in der irrthümlichen Auffassung, dass die Spermiogonien in irgend einer Weise auch an der Neuerstehung SERTOLI'scher Zellen betheiligt sind. Während REGAUD den Uebergang von Spermiogonien in SERTOLI'sche Zellen annimmt, hält SCHÖNFELD die typischen Spermiogonien für indifferente Zellen, aus deren Theilungen Spermiogonien und SERTOLI'sche Zellen hervorgehen. Dieser Irrthum, der auch mir ja nicht fremd ist, da ich als Anfänger vor 20 Jahren ebenfalls in ihn verfiel, ist verzeihlich, so lange man Species untersucht, bei denen, wie beim Stier, eine gewisse Aehnlichkeit zwischen Spermiogonien- und Fusszellenkernen besteht; auch ich hatte meine Untersuchungen gerade wie SCHÖNFELD mit dem Stier begonnen. Wenn SCHÖNFELD noch einige andere Species, z. B. den Menschen und gar die Marsupialier und die Hodenentwickelung untersucht haben wird, wird er sich leicht eines Besseren belehren. Ich möchte daher auch dem offenbaren Missverständniss entgegentreten, dass SCHÖNFELD noch aus einer meiner neueren Arbeiten (1898) Beläge für seine Auffassung findet. Wenn ich hier den „gemeinsamen Ursprung von germinativen und vegetativen Zellen bei einer grossen Anzahl von Vertebraten und Evertebraten zulasse" (BENDA par contre cite une foule de vertébrés et d'invertébrés supérieurs où on peut admettre l'origine commune des gonies et des cellules végétatives homologues des cellules de SERTOLI), so geht aus dieser, wie aus der von SCHÖNFELD übersehenen Arbeit 1889 unzweifelhaft hervor, dass sich jene Erwägung nur auf die erste Anlage der Geschlechtsdrüse bezieht, und ich sonst die scharfe genetische Trennung beider Zellarten für den fötalen, jugendlichen und functionirenden Hoden auf das Schärfste betone.

II. Spermiocyten (C).

Der bei weitem grössere Theil der aus den Spermiogonientheilungen hervorgegangenen Zellen ist, wie gesagt, für den Uebergang in Spermiocyten bestimmt, und tritt damit in einen der interessantesten aber auch dunkelsten Processe der Geschlechtszellenbildung ein. Das Wesen des Vorganges ist offenbar bei allen Metazoen und bei Spermio- und Oogenese identisch, es besteht in den Vorbereitungen der germinativen Zellen und besonders ihrer Kerne für die Reifungstheilungen. Wir dürfen auch nach den Klärungen, die die Lehre von den Reifungstheilungen in den letzten Jahren erfahren hat, nicht mehr zweifeln, dass nicht in die Reifungstheilungen selbst, sondern bereits in die Vorbereitungsperiode das Hauptmoment der Chromosomenreduction zu verlegen ist. Ueber die Einzelheiten ist indess noch keine einheitliche Auffassung erzielt, und die bisherigen Untersuchungen ergeben, dass diese Einzelheiten auch in den verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs gewissen Modificationen unterliegen.

Das mir vorliegende Monotremenmaterial ist für die bezügliche Untersuchung nicht gerade hervorragend geeignet; einerseits die Kleinheit der Elemente, andererseits die Neigung des Chromatins zu Verklumpungen gerade in den interessantesten Stadien legen mir eine gewisse Vorsicht in der Deutung meiner Befunde auf. Dennoch hoffe ich, dass dieselben zu einer Vergleichung mit den besser erkennbaren Verhältnissen anderer Amnioten immerhin ausreichen werden.

Das erste Stadium der Umwandlung, durch welches sich der Spermiocyt mit Sicherheit von denjenigen Spermiogonien abhebt, die eventuell noch wieder in den Ruhezustand der Spermiogonien zurückkehren könnten, liegt meines Ermessens weniger in Veränderungen des Kerns, als in solchen des Zellleibs. Die Zelle beginnt sich von der Membrana propria des Hodenkanälchens loszulösen und sich auch an der der Membran zugewandten Oberfläche abzurunden. Vor diesem Ereigniss fühle ich mich ausser Stande, an den Kernen der neu entstandenen Spermiogoniengeneration sichere Kriterien zu erkennen, und auch während der schon deutlichen Abrundung des Zellleibs behält der Kern zunächst noch im Wesentlichen die gleiche Structur wie die Spermiogonienkerne. Erst in der Folge bemerkt man dann bald eine Vermehrung der Chromatinbrocken, die sich an einer Stelle des Kerns etwas dichter aneinander lagern (Fig. 7 C_1, Fig. 8 C, Fig. 11 B_3—C_1, Fig. 12 C_1). Von dieser dunkleren Stelle verläuft eine Anzahl von achromatischen Radien, die kleinere Chromatinbrocken enthalten, zur Kernmembran.

Im weiteren Verlauf (Fig. 8 C_2) zeigt sich eine deutliche Vergrösserung der Chromatinbrocken. Jeder umgiebt sich mit einem Hof kleiner Chromatinbrocken und verzweigter Chromatinfäden, die mit den benachbarten Höfen zusammenfliessen.

Im weiteren Verlauf verdünnen sich auch die Radien achromatischer Substanz, die zur Kermembran verliefen, und alles Chromatin findet sich in einem äusserst dichten Ballen, in dem man keine Structuren erkennen kann. Nur der Umstand, dass aus den Rändern des Ballens kleine Schlingen feiner homogener Chromatinfäden heraushängen, lässt schliessen, dass der ganze Ballen aus einem dichten Filz von feinen Chromatinfäden, vielleicht aus einem einzigen zusammengeknäuelten Chromatinfaden besteht, der einige Nucleolen mit einschliesst. An gut conservirten Stellen findet man stets noch eine Anzahl achromatischer zarter Fäden zur Kernperipherie verlaufen, die einen den Chromatinballen umgebenden, im frischen Zustand sicher mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum durchqueren. Die Kernperipherie zeigt keine deutliche membranöse Begrenzung, sondern wird unmittelbar von dem fädigen Cytoplasma begrenzt. Der Zellleib erscheint in diesem Stadium sehr schmal, er enthält die Sphäre mit den Centralkörpern und eine mässige Menge Mitochondria, die um die Sphäre dichter liegen, aber sich weit um die Kernhöhle ausbreiten (C_3).

Als nächstes Stadium fasse ich die Bilder auf, die C_4 wiedergiebt. Wir sehen, dass aus dem unentwirrbaren Filz von Chromatin immer mehr Fadenschlingen heraustreten und sich in der Kernhöhle ausbreiten, bis C_5 und C_6 der feinfädige Knäuel mit ziemlich gleichmässiger Ausbreitung eines bei den Monotremen nicht deutlich segmentirten, und jedenfalls häufig anastomosirenden feinen Chromatinfadens daraus geworden ist. Um das Kernkörperchen drängen sich die Fadenschlingen dichter zusammen.

Das Stadium 5 ist offenbar das der jetzt viel discutirten Synapsis Moore's. Die letzten Beschreibungen bei Säugern vor dieser ersten Entwickelungsperiode rühren von Schönfeld her, und bilden zugleich die erste sehr eingehende Untersuchung derselben. Wenn auch im grossen und ganzen nicht zweifelhaft sein kann, dass ihm ähnliche Bilder wie mir vorgelegen haben, so weicht seine Beschreibung doch in einigen wesentlichen Punkten von der meinigen ab. Ich glaube, dass meine Beobachtungen mit denen, die Meves beim Salamander, F. Hermann bei der Maus gemacht, durchaus übereinstimmen. Ich möchte mich hier nicht auf eine ausführliche Widerlegung Schönfeld's einlassen, da die Objecte nicht die gleichen sind. Ich stelle aber erstens in Abrede, dass bei den Monotremen der Bildung des Chromatinfadens Tetradenbildungen vorhergehen, wie sie Schönfeld beim Stier gesehen haben will, und wie sie nach meinen Beobachtungen allerdings beim Stier ebensowenig vorkommen, wie bei irgend einem anderen Säugethier und ebensowenig, wie bei irgend einem anderen Lebewesen in diesem Stadium. Es ist mir nicht klar geworden, ob Schönfeld etwa diese Vierergruppen mit den Vierergruppen in irgend welche Beziehung bringt, die in anderen Thierklassen nach Ausbildung der Chromosomen als Vorläufer der Reifungstheilung beobachtet werden. Indem uns beschäftigenden Stadium wären sie wenigstens völlig deplacirt.

Auch die Darstellung, die Schönfeld von der Synapsis giebt, ist nicht mit meinen Beobachtungen — weder bei Monotremen noch beim Stier — in Uebereinstimmung. Die Zusammendrängung des Ballens an die Kernperipherie ist keineswegs typisch, sie mag vielleicht gelegentlich vorkommen, da die Lagerungsstelle des Ballens auch nicht typisch im Centrum des Kerns ist. Meist ist die peripherische Lagerung aber wohl ein Kunstproduct, welches durch artificielle Zerreissung der feinen Fäden, die die Masse suspendirt halten, zu Stande kommt. Ich schliesse das daraus, dass die Chromatinballen häufig bei einer Zahl von Nachbarkernen alle nach derselben Seite gedrückt sind. Auf keinen Fall hat aber die peripherische Lagerung des Chromatinballens etwas mit einer Action der Sphäre oder Centriolen zu thun, da man sich leicht überzeugen kann, dass die Sphäre noch ganz willkürlich im Zellleib liegt, bisweilen an der Seite des Chromatinballens, aber ebenso oft an irgend einer anderen beliebigen Seite. Wir dürfen annehmen, dass in diesen Stadium noch keine Verbindungen zwischen Sphäre und Chromatin bestehen. Die Synapsis ist nach meiner Auffassung keine passive Verlagerung des Chromatins durch den Sphäreneinfluss, sondern lediglich eine Phase der von wenigen Centren ausgehenden Chromatinanreicherung und Ausspriessung der Chromatinfäden, und endlich, wie ich aus umfangreichen Vergleichungen anderweitigen Materials schliesse, überhaupt im Wesentlichen eine durch Reagentienwirkung beeinflusste Verklumpung der ersten Stadien des feinfädigen Knäuels.

Hiermit komme ich nun zu dem einschneidenden Differenzpunkt, in dem ich hinsichtlich der Spermiocytengenese zu den neuesten Autoren zu stehen scheine, und den ich hier erörtern muss, obgleich keine der betreffenden Arbeiten mit Ausnahme derjenigen Schönfeld's die Säugethierspermiogenese betrifft, und nur noch diejenige W. Winiwarter's ein nahestehendes Object, die Säugeroogenese, behandelt. Aber die Verhältnisse sind nach den Schilderungen der Autoren bei den fernstliegenden Objecten — ich nenne die Arbeiten von A. u. K. E. Schreiner über Myxine, von Kristine Bonnevie über *Enteroxenos* — so analog, ja geradezu identisch, dass ich meine abweichende Auffassung auch gegen diese Autoren vertheidigen muss. Die genannten Autoren lassen im Synapsisstadium eine Conjugation zwischen den Chromosomen des feinfädigen Knäuels vor sich gehen. Sie gehen also von einer Deutung ihrer Bilder aus, nach der sich der feinfädige Knäuel direct aus dem Chromatinbrocken der ersten Umwandlungsstadien des Spermio- oder Oocyten entwickelt. Für ihre Auffassung liesse sich anführen, dass bei dem beststudirten Object *Salamandra* sich allerdings der feinfädige Knäuel direct aus dem Brockenstadium entwickelt. Aber ich darf gleich einwerfen, dass das Fehlen des Synapsisstadiums bei *Salamandra* viel schwerer gegen diese neueste Auffassung wiegt, da es ganz unverständlich wäre, dass dieses Stadium den Urodelen fehlen sollte, wenn es eine so fundamentale Bedeutung hätte, wie jene Autoren beanspruchen. Meiner Auffassung dagegen würde es entsprechen, dass es ziemlich belanglos ist, ob das Ausspriessen des feinen Chromatinfadens aus den Chromatinbrocken wie bei *Salamandra* und z. B. auch bei den Anuren und Pulmonaten gleichmässig im ganzen Kern von statten geht, oder wie bei Amnioten und Fischen nach Zusammendrängung der Chromatinbrocken das Bild gelegentlich, vielleicht sogar nur artificiell der sog. Synapsis annimmt.

Ich habe die Ueberzeugung gewonnen, dass die genannten Autoren eine unzutreffende Aufeinanderfolge der Stadien construirt haben. Für die seriale Deutung der Bilder besitzt aber offenbar der Amniotenhoden die beweisende Kraft, die den anderen Untersuchungsobjecten abgeht. Bei letzteren ist sämmtlich die Aneinanderreihung der Bilder lediglich auf der Beobachtung einer Serie von Uebergangsformen begründet; sie ist damit völlig der subjectiven Auffassung des Beobachters überlassen, da z. B. selbst im Urodelen- und Selachierhoden die Anordnung der Follikel nicht unbedingt auf die Reihenfolge der Stadien schliessen lässt, und oft genug viel fortgeschrittenere Entwickelungsstadien zwischen zurückliegende eingesprengt sind. Das Gleiche gilt für die mir bekannten Evertebratenhoden (ausser den Nematoden), für Myxine (nach Schreiner's Bildern) und für alle Ovarien (ausser Nematoden). Dagegen haben wir im Amniotenhoden in Folge der wunderbaren Gesetzmässigkeit des Zellersatzes und der damit zusammenhängenden concentrischen Anordnung der Zellgenerationen untrügliche Kriterien für die Aufeinanderfolge der Stadien. Im Amniotenhoden kann sich jeder Untersucher überzeugen, dass das Synapsisstadien bereits beim Austritt der Ersatzspermiocyten aus der peripherischen Schicht zu Stande kommt. Der feinfädige Knäuel zeigt sich erst, wenn die Ersatzspermiocyten zu einer zweiten Schicht geordnet sind, also beginnt frühestens etwa beim Eintritt der Reifungstheilung in der vorigen Spermiocytengeneration und ist nach Eintritt neuer Spermiogonientheilungen ausgebildet.

Mit dieser Feststellung ist das Meiste fortgefegt, was jene neuesten Arbeiten in das Synapsisstadium hineingeheimnisst haben: Die auch von mir im Synapsisstadium oft gesehenen parallel gelagerten Chromatinfäden sind aussprossende Schlingen, keine conjugirenden Chromosomen, wie Schreiner's und Bonnevie meinen; die für die Chromatinreduction massgebenden Vorgänge können nicht im Synapsisstadium erfolgen, weil die Ausbildung des Chromatinmitoms erst in einem späteren Stadium abgeschlossen ist.

Das Stadium des feinfädigen Knäuels halte ich für den Abschluss der progressiven Chromatinentwickelung, der Chromatinanreicherung. Die Fäden des feinfädigen Knäuels sind zweifellos dicker als die Fäden, die im Synapsisstadium aus dem Filz heraus ragen, und ich möchte nicht dahin missverstanden werden, als ob ich leugnete, dass hier schon eine Verschmelzung von Chromatinfäden mitspielte, und als ob ich mich darauf versteifte, dass die Verdickung der Fäden ausschliesslich durch eine Vermehrung des Chromatins zu Stande komme. Wenn derartiges auch bei den Monotremen nicht ausgeschlossen werden könnte, würde ich es für die Marsupialier nicht aufrecht halten können. Aber es kann sich bei dieser Verschmelzung eben nicht um eine Conjugation vorher schon individualisirter Chromosomen handeln, wie Schreiner und Bonnevie im Sinne der Theorie Rabl's und Boveri's voraussetzen. Nach meinem Dafürhalten handelt es sich vielmehr um eine ganz allmählich in Erscheinung tretende und in den folgenden Stadien fortschreitende Verdichtung der Fädensubstanz auf Kosten der Fädenmasse. Ich möchte vermuthen, dass dieser Process ebensowohl in einer fortschreitenden Verschmelzung seitlich benachbarter Fäden, wie auf einer Verkürzung und damit verknüpften Verdickung beruht.

Das folgende Stadium (C_7) wird von den Spermiocyten der Monotremen erst erreicht, wenn sie in die dritte Wandschicht einrücken. Es ist der grobfädige Knäuel. Unter einer bei den Monotremen nicht

so beträchtlichen Massenzunahme, wie bei anderen Säugern, breitet sich das fädige Chromatin vorwiegend auf der Kernperipherie aus, doch ziehen sicher auch Fäden durch das Innere, wie v. LENHOSSÉK richtig angiebt. Gleichzeitig wird jetzt eine Segmentirung erkennbar, die vorher zweifellos nicht bestand, und auch in diesem Stadium erst allmählich zur Entwickelung kommt. Es wird jetzt ein Pol- und ein Gegenpolfeld erkennbar. In dem einen sind die Fäden deutlich von einander isolirt, während sie in dem anderen noch Anastomosen zeigen. Hierzwischen ist gewöhnlich der Nucleolus gelegen. Den Intranuclearkörper v. LENHOSSÉK's konnte ich nicht sicher erkennen. Die Chromatinfäden selbst zeigen Andeutungen der Rosenkranzform, und zwar sind die einzelnen Anschwellungen ebenso, wie von MEVES bei *Salamandra* abgebildet ist, eckig, so dass der Faden zackig erscheint. Diese Form ist nach meiner Ueberzeugung nicht artificiell, sie ist bei guter Conservirung bei anderen Säugerspermiocyten dieses Stadiums noch besser als bei den Monotremen erkennbar. Die Zusammensetzung des Fadens aus Linin und Chromatinmikrosomen, die v. LENHOSSÉK beschreibt, und die auch von mir bei anderen Säugern wahrgenommen wurde, konnte bei den Monotremen nicht sicher erkannt werden, dagegen ist eine Ausstrahlung von Lininfäden aus den Chromatinzacken, die bei den Marsupialiern zu erörtern sein wird, auch bei den Monotremen stellenweise erkennbar.

Eine wichtige Veränderung zeigt der Zellleib in diesem Stadium. Die Sphäre vergrössert sich und bildet einen dicken abgeplatteten Körper, in dem ich in einem gut conservirten Stück von *Echidna* Lappungen und Einschnürungen erkennen konnte (Fig. 12 C_7), die ganz an die Bilder von Urodelen, die PLATNER und HERMANN gaben, erinnert. Die Sphäre enthält die Centralkörperchen. Sie ist umgeben von einem dichten Polster von Mitochondrien. Dieses Verhalten der Spermiocytensphäre unterscheidet sich nicht unbeträchtlich von dem gewöhnlichen der Säuger, und zeigt dasjenige, welches ich bei Sauropsiden beschrieben habe, und welches nach SCHREINER auch Myxine zukommt. Eine Beziehung der Sphärenlage zu der Anordnung der Chromatinschlingen im Kern kann ich, übereinstimmend mit v. LENHOSSÉK, auch in diesem Stadium nicht erkennen. Eine Verbindung von Sphärenstrahlungen mit den Chromatinsegmenten ist auch zunächst auszuschliessen, da auch bei den Monotremen, ebenso wie es der genannte Autor bei der Ratte feststellte, in diesem Stadium die Kernmembran wieder deutlicher sichtbar wird.

Für die nächste Phase der Spermiocytenentwickelung lässt auffallender Weise das Material etwas im Stich. Trotz anhaltenden Suchens gelang es mir nur vereinzelt, die Bilder dieses Stadiums aufzufinden, von denen Fig. 8 und 12 (C_8 u. $_9$) Beispiele geben. Immerhin geht aus diesen hervor, dass dieses Stadium ganz dem gleichen bei andern Säugern, wie es besonders von v. EBNER dargestellt ist, entspricht. Worauf diese Lücke beruht, vermag ich nicht zu sagen. Die Kleinheit der Elemente ist nicht massgebend, da namentlich die Ringbildung bei den viel kleineren Reptilienzellen gut erkennbar ist, und die wenigen Male, wo ich die Ringbildung zu Gesicht bekam, sie auch gut sichtbar war. Bei der Häufigkeit, mit der man die Reifungstheilungen im Monotremenhoden sieht, müsste auch die Ringbildung häufig sichtbar sein. Erschwerend für die Auffindung wirkt ja in erster Linie, dass man nicht, wie in anderen Säugerhoden, darauf rechnen kann, in der Nachbarschaft einer Gruppe erster Reifungstheilungen nach der einen Seite zweite Reifungstheilungen, nach der andern Ringbildung zu sehen. Aber auch dieser Missstand herrscht gleichfalls im Reptilienhoden und verhindert die Auffindung der entsprechenden Bilder keineswegs. Ob man nun annehmen soll, dass dieses Stadium im Monotremenhoden besonders schnell abläuft und darum so selten ist, müsste erst an reichlicherem Material, als das meinige war, entschieden werden. Jedenfalls ist nicht zu bezweifeln, dass nunmehr die Segmentirung des Chromatinfadens ihren Abschluss findet. Jetzt erst rücken die Segmente allmählich von einander ab und sind als Chromosomen erkennbar. Bald oder gleichzeitig erfolgt eine unvollkommene Längsspaltung in der Art, dass die Enden der beiden Fäden in Zusammenhang

bleiben. Die scheinbare Zusammensetzung eines solchen Doppelchromosoms aus mehreren Ringen, wie es Fig. 8 C_9 zeigt, ist offenbar durch Drehungen der Fäden bedingt.

Schnell schliesst sich diesem Stadium die Verkürzung der Doppelchromosomen zu Ringen an. Bei dieser Form erscheinen die Ringe deutlich eckig, besonders häufig, aber nicht durchgehends viereckig. Von den Ecken sieht man achromatische Fäden ausgehen. In dem Ringstadium konnte ich mich, wie Fig. 9 C_{10} ergiebt, von der Lagerung der Chromosomen in der Kernperipherie überzeugen. Der Nucleolus ist auch jetzt deutlich erkennbar.

Als Commentar möchte ich hier anfügen, dass bei den Monotremen sicher die Spaltung der Chromosomen erst in sehr spätem Stadium erfolgt, während sie anderwärts als womöglich schon im feinfädigen Knäuel bestehend geschildert wird. Auf die Bilder, die derartiges vortäuschen können, komme ich bei den Marsupialiern zurück. Von einer Verschmelzung ausgebildeter, individualisirter Chromosomen, die ich im Synapsisstadium in Abrede stellte, kann ich auch in den letzten Phasen der Spermiocytenausbildung nichts erkennen. Winkelstellung des Chromatinfadens, die eine gewisse Aehnlichkeit mit der anderwärts beschriebenen kreuzweisen Zusammenlagerung von Chromosomen zeigt, kommt im Stadium des lockeren Knäuels vor, scheint uns aber auf einer unvollkommenen Trennung der Chromosomen, nicht auf sekundärer Verschmelzung zu beruhen. Im Allgemeinen kann ich die Vorbereitungserscheinungen der Monotremenspermiocyten zusammenfassend dahin kennzeichnen, dass sie die denkbar geringsten Anhaltspunkte für die immer mehr Boden gewinnende, von Boveri am eifrigsten vertretene Hypothese der Chromosomenindividualität darbieten und befinde mich damit in Uebereinstimmung mit dem Urtheil, welches v. Ebner über die gleichen Vorgänge bei der Ratte äusserte.

Der Ringbildung der Chromosomen sehliessen sich die Reifungstheilungen an. Ueber diesen Vorgang geben meine Präparate nur soweit Aufschluss, dass in dieser Beziehung bei den Monotremen keinerlei Besonderheiten obzuwalten scheinen, sondern die vollste Uebereinstimmung mit den Säugern und anderen Amnioten herrscht.

Die Abgrenzung des Kerns, die noch während des Ringstadiums vollständig membranös erscheint, verschwindet. Gleichzeitig entsteht von den Centriolen aus die Strahlung im Zellleib unter Auflösung der Sphäre. Die Hauptstrahlen treten an die Chromosomen heran und ordnen diese zur Metakinese, während die Centriolen auseinandertreten und zwischen sich die Spindel entwickeln. Die feineren Vorgänge an den Chromosomen, die überhaupt bei den Säugethieren schwer darstellbar sind, sind an dem Monotremenmaterial nicht erkennbar. Die Ringform der Chromosomen ist während der Mitose nicht mehr deutlich; letztere erscheinen in den Prophasen mehr als längliche, solide, etwas unregelmässig zackige Brocken, auffallend oft keilförmig. Sie sind gewöhnlich zum Theil unter einander verklumpt, so dass mir eine Zählung nicht sicher gelang. In einzelnen Fällen zählte ich in den Prophasen 16, doch halte ich es für wahrscheinlich, dass durch Einflüsse der Conservirung schon häufig in der Prophase ein querer Zerfall der Chromosomen eintritt, wenigstens scheint mir die Zahl für die während der Metakinese und Dyasterphase der Spindel eingelagerten Chromosomen zu hoch, und ich schätze sie hier nur auf 8 bis höchstens 12.

Bei Eintritt der Metakinese sehen wir die Chromosomen mit ihrer Längsachse den Spindelfasern eingelagert, so dass die Theilungsfigur zweifellos den heterotypischen Charakter besitzt. In dieser Phase zeigt sich an der Halbirungsstelle oft ein winkelförmig vorspringender Knoten oder Schenkel, wie das auch vom Salamander bekannt ist; gleichzeitig tritt zuweilen ein feiner Längsspalt in dem Chromosom in Erscheinung, der uns darüber belehrt, dass die Chromosomen auch hier die Bedeutung von langgezogenen, nur artificiell verklumpten Ringen besitzen. Der Metakinese schliesst sich die Quertheilung der Chromosomen, das Auseinanderrücken der Theilhälften zu den Polen, die Zerschnürung der Zelle und der Spindel

in gewohnter Weise an. Die Kerne der Tochterzellen reconstruiren sich, es bildet sich eine Kernmembran und ein Liningerüst, in dessen Knoten die Chromosomen zuerst deutlich erkennbar sind. Der Kern geht aber in ein völliges Ruhestadium über und erhält einen Nucleolus und unregelmässige Chromatinbrocken. Wir finden also auch bei den Monotremen das Stadium des Spermiocyten II. Ordnung (Ebner'sche Zelle; Präspermide, Waldeyer) in typischer Ausbildung (Fig. 9 u. 10 bis C_{18}; Fig. 13).

In der gleichen Weise verläuft die zweite Reifungstheilung. Ich hebe hervor, dass auch hier zweifellos die Längsstellung der Chromosomen zur Spindel erkennbar ist, und die Teilung bei den Monotremen somit, wie nach meinen Beobachtungen überhaupt bei den Säugern und Sauropsiden, sicher ebenfalls als heterotypische verläuft.

Ueber den Zellleib bemerke ich nur, dass während der Reifungstheilungen eine feine Vertheilung der Mitochondrien, hauptsächlich an den Polen, besteht. Ausserdem zeigen sich um die mitotische Figur zahlreiche färbbare chromatoide Körnchen, die besonders in meinem nach Rabl conservirten Material auffallen. Ich habe den Eindruck, als ob es abgesprengte Chromatinkörnchen sind, und ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass diese den Ursprung des chromatoiden Nebenkörpers der Spermiden abgeben.

Aus der zweiten Reifungstheilung gehen die Spermiden hervor (Fig. 10 u. 14).

Dieselben sind bei beiden Species annähernd gleich gross, etwa 9 μ Zelldurchmesser, kugeliger Gestalt. Sie zeigen eine zarte membranöse Begrenzung. Der kugelige, etwa 5 μ Durchmesser haltende Kern ist central gelegen. Er enthält einen Nucleolus und ein zartes Liningerüst mit einigen feinen Chromatinbrocken in den Knotenpunkten sowie eine derbe Kernmembran. Der Zellleib zeigt ein spärliches Cytoplasma. Dasselbe enthält eine ziemlich kleine Archiplasmakugel (Idiozom), in der sich schon unmittelbar nach der Ausbildung der Spermide eine central gelegene Vacuole zeigt — abweichend von den übrigen Säugern, bei denen die Vacuole stets excentrisch liegt. Eine centrale Verdichtung (Akrosom) kann ich nicht in der Höhle erkennen, doch halte ich das für einen Conservirungsfehler, da das Akrosom vorwiegend bei Hermann'scher Conservirung sichtbar ist. Um das Archiplasma ist an geeigneten Stellen ein Mitochondrienpolster erkennbar. Ich hatte anfänglich Stellen für massgebend gehalten, an denen die Mitochondrien wie bei anderen Säugern in feiner Vertheilung im Zellleib versprengt lagen. Nachdem ich aber vereinzelte Stellen gefunden habe, die das Polster zeigen, glaube ich wohl, dass dies das richtige Bild ist, weil es dem Verhalten der Mitochondrien in den Spermiocyten entspricht und dann ebenfalls dem Mitrochondrienpolster der Sauropsidenspermiden analog wäre. Ich möchte aber ausdrücklich hier noch einmal wiederholen, dass die Mitochondrienbefunde an dem ganzen Material und ganz besonders an den Spermiden und Spermioplasten unsicher sind, wenn ich auch noch in letzter Stunde (seit meinem Genfer Vortrag) etwas bessere Resultate erzielt habe.

Unter der Zellperipherie finden sich die Centralkörperchen, resp. das etwas abweichende Gebilde, welches ihnen zweifellos entspricht. Ich konnte sie nie als zwei deutlich getrennte Körnchen sehen, sie stellen sich vielmehr in meinem Material stets als ein kleiner Stab mit leichter mittlerer Einschnürung dar. Derselbe steht schräg zur Zellmembran, berührt letztere mit einem peripherischen Ende und lässt die Centralgeissel aus der Zelle heraustreten. Die Stabform des Centrosomenpaares in dieser Phase ist wohl so aufzufassen, dass die beiden Centralkörperchen, vermutlich von elliptischer oder kurzer Stäbchenform, mit ihrer Längsachse hinter einander liegen und die abweichende Färbbarkeit der Centrodesmose wegen Conservirungsmangels nicht erkennbar wird. Eine leichte Verbreiterung des hinteren Centralkörperchens an der Stelle, wo es die Zellmembran berührt und an die Geissel grenzt, meine ich schon an der ruhenden

Spermide wahrzunehmen. Schliesslich ist in jeder Spermide ein scharf begrenzter, drehrunder Körper etwa von der Grösse der Archiplasmakugel zu finden, der alle Kernfarbstoffe mit grosser Intensität aufnimmt, der chromatoide Nebenkörper.

Die SERTOLI'schen Zellen.

Vor der Betrachtung der Spermidenmetamorphose erübrigt noch die Beschreibung der vegetativen Zellen, deren Betheiligung bei dem zu besprechenden Vorgang zu erörtern sein wird. Von den besagten Zellen kenne ich in dem mir vorliegenden Material nur den Pubertätszustand, wo sie als SERTOLI-Zellen oder Fusszellen erscheinen. Wir dürfen nach den Erfahrungen bei anderen Amnioten voraussetzen, dass sie im fötalen und jugendlichen Zustand des Hodens ein Cylinderepithel der Hodenkanäle gebildet hatten, welches die Hauptmasse der epithelialen Wand darstellte und nur in grösseren Zwischenräumen von den Archispermiocyten (Ursamenzellen) unterbrochen wurde. Bei Beginn der Pubertät pflanzen sich die vegetativen Zellen mit breiter Basis der Membran des Kanälchens auf. Sie werden nun durch die Wucherungsvorgänge der germinativen Zellen auseinander gedrängt und erhalten diejenige Vertheilung an Zahl und Ort, die sie im weiteren Leben innezuhalten haben. Im functionirenden Monotremenhoden findet sich ebensowenig wie in irgend einem functionirenden Amniotenhoden eine Theilung einer vegetativen Zelle, noch eine Neudifferenzirung einer solchen aus einer indifferenten Stammzelle!

Ich erwähnte schon bei Besprechung der Spermiogonien, dass diese Thatsache noch immer einigen Autoren nicht zu Sinne kommen will. Ich gestehe gern, dass sie mir bei meinen ersten Arbeiten vor 20 Jahren auch recht unwahrscheinlich vorkam und ich in dem Bestreben, einen Ausweg aus dieser Verlegenheit zu finden, alle Möglichkeiten eines Ersatzes der etwa zu Grunde gehenden SERTOLI'schen Zellen in Erwägung zog. Ich möchte aber betonen, dass ich die Umbildung von Spermatogonien in Fusszellen, wie sie jetzt noch von SCHÖNFELD vertreten wird, nur in meinen ersten vorläufigen Mittheilungen zugab, aber bereits in der grösseren Arbeit 1887, p. 87 ausdrücklich zurücknahm. Nachdem ich mich dann (1889) davon überzeugt hatte, dass auch im unentwickelten und nicht functionirenden geschlechtsreifen Hoden die Grenze zwischen beiden Zellarten eine absolut scharfe ist und anderweitige Neubildung SERTOLI'scher Zellen durch Theilung vorhandener auszuschliessen ist, habe ich mich der inzwischen von v. EBNER ausgesprochenen Lehre von der Persistenz der SERTOLI'schen Zellen voll und ganz angeschlossen. Es wird ja gelegentlich noch die Vermutung auftauchen, dass sich die SERTOLI'schen Zellen durch directe Theilung vermehren und die tiefen Einschnürungen der Kerne, das gelegentliche Vorkommen zweikerniger SERTOLI'scher Zellen, welches bei manchen Reptilienhoden typisch ist, könnte als Stütze dafür angesehen werden. Ein stricter Gegenbeweis wird sich hiergegen auch kaum erbringen lassen. Ich kann nur versichern, dass ich in meinen langjährigen Beobachtungen nie Phänomene gefunden habe, die auf eine Theilung des Zellleibes deuten.

Die SERTOLI'schen Zellen der Monotremen zeichnen sich durch eine mächtige Entwickelung aus. Sie bestehen aus einem fädigen Zellleib und dem Kern. Ersterer bildet eine breite, von der Kanälchenmembran entspringende, fast senkrecht der Membran aufsitzende und radiär gegen das Lumen verlaufende Masse, die keine membranöse Begrenzung zeigt, aber sich durch ihren dichten parallelfädigen Bau hinreichend scharf gegen die benachbarten membranös begrenzten germinativen Zellen abhebt. Die Cytoplasmafäden lassen besonders im Fusstheil bei geeigneter Färbung Reihen von Mitochondrien erkennen, die eine ganz kurze Stäbchenform besitzen. Der Kern liegt dem Zelleib meist tangential auf. Er steht gewöhnlich ziemlich hoch und ragt weit in die Spermiocytenschichten hinein. Durch die tangentiale und hohe Lagerung des Kerns ist der der Membran aufsitzende Fusstheil der SERTOLI'schen Zellen bei den Monotremen besonders charakteristisch ausgebildet und unterscheidet sich von der gleichen Bildung der anderen Säuger, die meist ganz von dem Kern ausgefüllt und daher undeutlicher ist; dagegen haben wir ein ähnliches Verhalten im Sperlingshoden. Der Kern der SERTOLI'schen Zellen ist von ziemlicher Grösse,

oft 24 μ lang, bis 10 μ breit, übertrifft also die Grösse der sämmtlichen germinativen Zellen. Er zeigt eine zarte, aber äusserst scharf hervortretende Membran, die meist tiefe Falten und Lappungen erkennen lässt. Er enthält einen Nucleolus und mehrere in den Knoten des Liningerüstes liegende Chromatinbrocken. Das Liningerüst ist reichlicher entwickelt als bei vielen Säugern, aber von reichlichem Kernsaft umspült. Die von Schönfeld gezeichnete Sphäre mit zwei Centriolen habe ich bei den Monotremen ebensowenig wie bei anderen Thieren finden können, trotz anhaltenden Suchens; ich möchte aber damit keinen Zweifel an Schönfeld's positivem Befund aussprechen, da ich eigentlich nicht zweifele, dass die Sertoli'schen Zellen dergleichen besitzen müssen.

Die merkwürdigste Eigenschaft der Sertoli'schen Zellen der Monotremen, die sie von denen anderer Säuger unterscheidet, habe ich schon oben erwähnt. Sie besteht darin, dass dieselben in keinem Abschnitt des functionirenden Hodens ohne Verbindung mit den Entwickelungsformen der Spermien gefunden werden, sondern stets ein reifes oder der Reifung sich näherndes Samenfädenbündel an ihrem centralen Ende tragen. In Rücksicht auf dieses Verhalten müssen im Zellleib der Sertoli'schen Zellen der Monotremen sehr lebhafte vitale Umformungen vor sich gehen, für deren Verfolgung die Conservirung des Materials nicht ganz ausreichte. Es muss notwendiger Weise nach Ausstossung eines Spermienbündels der axiale Theil der Sertoli'schen Zelle eine Rückbildung erleiden, die entweder in einem Zerfall oder in einer Retraction dieses Zellabschnittes bestehen könnte, und es muss an der Peripherie des Zellleibes eine Neubildung oder Pseudopodien-ähnliche Ausbreitung der Zellmasse erfolgen, die mit der neuen Spermioplastengeneration in Verbindung tritt. Auch über die Art der Verbindung zwischen Sertoli'scher Zelle und Spermioplasten möchte ich mich nur mit Vorsicht äussern. Ich sah an solchen Stellen meiner Präparate, wo durch die Mitochondrienfärbung die Individualität der Cytoplasmafäden im Fusszellenleib am besten hervortritt, dass einerseits die einzelnen Fäden von der Kanälchenmembran an ohne Verzweigungen oder Anastomosen ziemlich parallel nach innen auf die vorderen Spitzen der Spermioplasten zu verlaufen und meine, bisweilen unanfechtbare Bilder eines direkten Zusammenhangs zwischen den Fäden und den Vorderpolen beobachtet zu haben, wie es Fig. 13 bei * darstellt. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass sich diese Beobachtungen nur auf die späten Stadien der Einbündelung der Spermioplasten beziehen, dass ich aber weder den genauen Zeitpunkt des Eintritts der Verbindung mit den früheren Stadien der Spermioplasten, noch die Art dieser ersten Verbindung zu erkennen vermochte.

Es scheint mir nach dem, was ich an meinem Material bereits darstellen kann, viel Aussicht vorhanden zu sein, dass man an noch vollkommneren Conservirungen gerade bei den Monotremen über diese noch immer strittigen Vorgänge leicht interessante Aufschlüsse erhalten muss. Ich täusche mich allerdings nach den Erfahrungen, die ich noch auf dem Genfer Kongress in dieser Richtung gemacht habe, nicht darüber, dass es nicht gelingen wird, einen jeden von der „Symphorese" zu überzeugen. Ich meine allerdings, dass es bei den Monotremen noch klarer als bei einem Amnioten zu demonstriren ist, dass die Entwickelung der Spermiden und die ersten Umwandlungsstadien der Spermioplasten ausserhalb einer Beziehung zu den Sertoli'schen Zellen von statten gehen und dass diese Beziehung in der zweiten Hälfte der Metamorphose der Spermioplasten besteht. Dazwischen muss also jener Vorgang liegen, den ich früher als Kopulation bezeichnete, und den ich jetzt nach Waldeyer's Vorschlag Symphorese nenne.

Die Spermiohistiogenese.

Die letzte Entwickelungsphase der germinativen Zellen im Hoden wird durch die Umwandlung der Spermiden in Spermien dargestellt. Da, wie Regaud jüngst monirte, für die Nomenclatur während dieser Periode die Unbequemlichkeit besteht, dass man nie weiss, wann man aufhören soll, von einer veränderten Spermide und wann man beginnen soll, von einer unreifen Spermie zu sprechen, habe ich schon in früheren

Arbeiten den Ausweg gewählt, an Stelle jeder Umschreibung die Zellen jetzt als Samenbildner zu bezeichnen, einen Namen, den man conform den anderen in Spermioplast hellenisiren kann. Man muss dann beachten, dass die Spermide, sobald sie den nach den Reifungstheilungen erreichten Ruhezustand verlässt, zum Spermioplasten wird, und dass wir von einer Spermie erst sprechen dürfen, wenn das aus der Metamorphose hervorgehende Gebilde in voller Reife in das Lumen des Samenkanälchens gelangt.

Die rationelle Untersuchung der Spermiohistiogenese erfordert, dass ausser dem nunmehr bekannten und bei allen untersuchten Lebewesen nahezu identischen Ausgangspunkt der Entwickelung, der Spermide, auch der Endpunkt, die reife Spermie bekannt ist. Während die meisten spermiogenetischen Untersuchungen sich hier auf bekannte Thatsachen stützen konnten, bestand für die vorliegenden, wie bereits in der Einleitung erwähnt, die Schwierigkeit, hier eine Lücke zu finden, die an dem conservirten Material soweit ausgefüllt werden musste, dass nur noch der Mangel in der Kenntnis des Bewegungsmodus bestehen bleibt. Wir werden die Beschreibung dieser Form auf den Schluss der Darstellung verschieben.

Die Spermiohistiogenese bietet das Bild eines continuirlichen Formenübergangs zwischen den beiden Endpunkten Spermide und Spermie, an dem sich alle Zellorgane der Spermide betheiligen. Jede Eintheilung eines solchen vitalen Vorganges hat etwas Gekünsteltes, so werthvoll sie für die Zwecke der Darstellung ist. Der Eintheilung, die Meves versucht hat, kann ich mich nicht anschliessen, ebensowenig wie es v. Korff that; dieser Eintheilung war die Entstehung der Schwanzmanchette, eines sicher nicht hervorragend wichtigen Zellbestandtheils, zu Grunde gelegt, der selbst in der Säugethierreihe schon sehr verschiedene Bedeutung besitzt, z. B. bei den Marsupialiern, wie v. Korff fand, schon beträchtlich, bei den Monotremen, wie ich vorwegnehme, noch mehr zurücktritt, und ausserhalb der Säuger nicht mehr gefunden wird. Auch die Eintheilung der Phasen, die v. Korff benutzt hat, möchte ich nicht annehmen, da dieselbe willkürlich ein zwar sehr wichtiges, aber doch zweifellos nicht das einzig wichtige Zellorgan, die Centralkörper, in den Vordergrund der Betrachtung rückt, und ebenfalls ganz ausschliesslich auf die Verhältnisse der höheren Säugethiere zugeschnitten ist. Ich meine, dass es gerade der wesentliche Gesichtspunkt für eine Eintheilung dieses Vorganges sein müsste, diejenigen Erscheinungen hervorzuheben, die in möglichst weiten Kreisen des Thierreichs Vergleichspunkte finden. Ich strebe danach, eine Eintheilung zu finden, die die Grundlage für die Aufstellung von Normentafeln der Spermiohistogenese des Thierreichs abgeben könnte.

Nun scheinen mir in der That gerade die Säugethiere, so verwunderlich das auf den ersten Blick ist, besonders geeignet, die Basis für solche schematische Analyse der Spermidenmetamorphose zu geben, verwunderlich, weil wir gewohnt sind, nicht an der Spitze, sondern in der Tiefe der Entwickelungsreihe die Grundlage der Vorgänge zu suchen. Es ist aber Thatsache, dass bei der Hauptmasse der Säuger, wie es scheint mit alleiniger Ausnahme der Monotremen, die einzelnen Phasen der Spermienentwickelung mit dem übrigen Entwickelungsgang im Samenkanälchen derartig verknüpft sind, dass beide Vorgänge wechselseitig einen objectiven Maassstab für die zeitliche Aufeinanderfolge und sogar einen relativen Maassstab für die Zeitdauer abgeben. Ich versuchte aus diesem Gesichtspunkte schon in meiner ersten Bearbeitung (1887), die Phasen der Spermienentwickelung mit den Processen der Cytogenese in Harmonie zu bringen. Leider gründete sich meine damalige Eintheilung auf meine noch sehr lückenhafte Kenntniss der Spermiohistogenese, ich benutzte im Wesentlichen die Kerntransformation als Merkmal. Die Fortschritte, die diese Forschung durch die Klärung der Genese der übrigen Spermienabschnitte seitdem gemacht hat, haben meine damaligen Ergebnisse völlig beseitigt. Aber ich glaube, dass ich jetzt im Stande bin, die damalige Idee mit besserem Erfolge aufzunehmen. Die gewöhnliche Form der Säugerspermiogenese lässt sich in 6 Perioden eintheilen, die mit 6 Hauptformen der Wandstructur des Samenkanälchens correspondiren und

wahrscheinlich einigermaassen von einander gleicher Zeitdauer sind. Diese Eintheilung beruht auf der Erkenntniss, dass nicht alle Transformationsvorgänge der Zellorgane gleichmässig neben einander verlaufen, sondern dass in den verschiedenen Zeitabschnitten die Vorgänge in bestimmten Zellorganen die vorwiegende Beachtung beanspruchen.

Ich möchte danach folgende Phasen vorschlagen, die, wie meine Untersuchungen ergeben haben, mit den entsprechenden Modificationen der in jeder Phase stattfindenden Vorgänge und vermuthlich mit gewissen Verschiebungen der relativen Zeitdauer auf die Monotremen und Sauropsiden und weiter jedenfalls für die Wirbelthiere und einen Theil der Evertebraten verwendbar sind.

I. Phase: Die ruhende Spermide zeigt die erste Metamorphose und geht damit in den Spermioplasten über durch Anlagerung der Centralkörper und der Archiplasmavacuole an den Kern.

II. Phase: Gegenüberstellung von Centralkörpern und Archiplasmavacuole, Kennzeichnung des vorderen und hinteren Kernpols.

III. Phase: Erste Metamorphosen des Kerns und Zellleibs: Chromatinanreicherung des Kerns, Verlängerung des Zellleibs eventuell mit Entstehung der Schwanzmanchette.

IV. Transformation der Archiplasmavacuole zum Perforatorium, weitere Metamorphose des Kerns durch Chromatinverdichtung und Ausbildung der Kopfform.

V. Definitive Metamorphose und eventuelle Lageveränderung der Centralkörperchen, Entstehung des Verbindungsstücksmantels von Seiten des Chondriomitoms.

VI. Reifung der Spermie durch Schwund des Zellleibs und innige Verschmelzung der einzelnen Abschnitte, Mantelbildung an der Geissel.

Wir besprechen nunmehr die einzelnen Phasen der Entwickelung bei den beiden Monotremenspecies, die auch in dieser Periode ganz identisches Verhalten aufwiesen.

I. Phase. Schon an der ruhenden Spermide, d. h. vor erfolgter Anlagerung der Centralkörper lässt sich, wie oben gesagt, deutlich die Centralgeissel als Anlage des Axenfadens erkennen, die in der durch die Richtung der Centrodesmose bezeichneten Axe von dem distalen Körperchen auszugehen scheint. Doch erkennt man, wie ebenfalls erwähnt, bereits in diesem Zustande schon oft eine geringe Verdickung in der Gegend des distalen Centralkörperchens, die mir den Eindruck macht, als ob die Centralgeissel thatsächlich die Verlängerung der Centrodesmose darstellt, also von dem proximalen Körperchen ausgeht, und das distale derartig durchbohrt, dass dasselbe ihr ringförmig fest angeschmiegt ist. Dieses Verhältniss wird bei der Wanderung der Centralkörper zum Kern noch deutlicher, indem die Verbreiterung des distalen Centralkörpers ausgesprochener wird; die letztere erreicht aber bei den Monotremen nie den Grad, wie bei den anderen Säugern, durch deren Untersuchung sich mir die beschriebene Auffassung, in der ich von Meves abweiche, aufgedrängt hat. Die Anlagerung an den Kern erfolgt bei den Monotremen, ohne dass die bei anderen Säugern zu beobachtende Ausstülpung des Kerns (Empfängnishügel) sichtbar wird.

An der Archiplasmavacuole ist bei der Anlagerung manchmal eine geringfügige Verdickung der einen Seite wahrzunehmen.

II. Bei der Gegenüberstellung der beiden Gebilde tritt eine nicht unbeträchtliche Vergrösserung der Vacuole ein; dieselbe bezeichnet nunmehr den vorderen Pol der Spermioplasten. Die Stelle des Kerns, die sie berührt, lässt jetzt eine Delle erkennen. Gleichzeitig verschmilzt die vorderste Kuppe der Vacuolenwand mit der Zellmembran. Der Kern erscheint schon in diesem Stadium leicht gegen den vorderen Pol ausgezogen.

III. Der Kern verlängert sich schnell; er nimmt eine cylindrische Form an, die durch die Abplattung des vorderen Pols gegen die Vacuole und durch die bestehenbleibende Rundung des hinteren Kernpols sich meist einer Kuppel und schliesslich einer Shrapnellkugel an Gestalt annähert. Bei fortschreitender

Verlängerung und Verschmälerung des Kerns verstreicht die Abrundung des hinteren Endes immer mehr, so dass das ganze Gebilde immer mehr cylindrische Gestalt erhält. Eine leichte Wölbung des hinteren Endes bleibt bestehen, doch wird dieselbe durch das später zu beschreibende Verhalten der Schwanzmanchette etwas verdeckt, so dass man bei schwächerer Vergrösserung den Eindruck hat, als ob das Ende im Gegentheil abgestutzt ist; ferner macht sich später eine leichte Verjüngung gegen das vordere Ende hin geltend. Diese Periode des Kernwachsthums nimmt in der Spermiohistiogenese der Monotremen die Hauptstelle ein, sie muss auch nach den sich während derselben abspielenden Vorgängen zeitlich alle anderen Phasen bedeutend übertreffen. Wir sehen, dass der Kern des Spermioplasten in gestreckter Form etwa das 6—7-fache des Spermiden-Kerndurchmessers an Länge erreicht, und damit wahrscheinlich sein Wachsthum abschliesst. Zwar treten noch später Schlängelungen des Kerns auf, bei denen scheinbar die directe Entfernung von einem Pol zum anderen erhalten bleibt, so dass die wahre Länge noch einen beträchtlichen Zuwachs erfahren müsste, es wäre aber nicht ausgeschlossen, dass diese Verlängerung durch die nun eintretende Verschmälerung compensirt wird, und nicht auf Massenzunahme beruht. Das Kernwachsthum ist zweifellos mit einer beträchtlichen Vermehrung des Chromatins verbunden. Schon zu Anfang macht sich eine dunklere Chromatinfärbung an der Aussenschicht des Kerns bemerkbar. Anfänglich vergrössern und vermehren sich auch die Chromatinbrocken im Kerninnern. Später nimmt hier der Chromatingehalt ab, und ich finde hier, wie allgemein bei den Säugern, später das Chromatin ausschliesslich in der Kernwand. Im Innern bleibt während der ganzen Wachsthumsperiode das Liningerüst deutlich erhalten. Die Kernentwickelung während dieser Periode bedingt einen tief einschneidenden Unterschied der Monotremen-Spermiogenese gegen die übrigen Säuger, da bei diesen das Wachsthum und die Chromatinanreicherung der Spermioplastenkerne nur eine ganz kurze Periode einnimmt; dagegen finden wir ähnliche Verhältnisse bei Selachiern, Urodelen, einer Anzahl Reptilien und Vögel. Principiell ist der Vorgang noch von besonderem Interesse, weil er uns eine diffuse Chromatinvermehrung ohne eine Andeutung von Chromosomenstructur zeigt, ein Verhalten, welches bei den modernen Speculationen über die Chromosomenindividualität entschieden eine Berücksichtigung verdiente!

Die Archiplasmavacuole zeigt zu Anfang dieser Periode eine halbkugelige, dann eine becherartige Gestalt. Bald erscheint dann ein anfänglich flacher kegelförmiger Zapfen, der von der Stelle, wo die Vacuole dem vorderen Kernende anliegt, in die Höhle vorragt. Die Genese dieses Bildes habe ich an meinem Material nicht verfolgen können. Nach den Analogien bei anderen Säugern und Sauropsiden, sowie beim Salamander (Meves) ist zu erwarten, dass es von einer kornartigen Verdichtung des Archiplasmas, die sich dem hinteren Pol der Vacuolenwand anlagert, seinen Ausgang nimmt. Die Darstellung des Korns ist mir, wie bereits erwähnt, an meinem Material, höchstwahrscheinlich durch Conservirungsmängel, nicht gelungen. Der kegelförmige Vorsprung sieht ganz aus, als ob er aus Kernsubstanz besteht. Höchst wahrscheinlich ist es auch in meinen Präparaten Kernsubstanz, und das eigentlich zu erwartende archiplasmatische Gebilde, welches diesen Zapfen bedecken sollte, ist nicht sichtbar. Jedenfalls sehen wir weiter, dass sich jener Zapfen verlängert, stark zuspitzt und die Vacuole ausfüllt, deren Wand sich ihm anlagert.

Schon zu Beginn dieser Periode, unmittelbar nach seiner Anlagerung an den Kern, zeigt das Centralkörperpaar eine deutliche Verlängerung und deutlichere Gliederung. Man erkennt jetzt eine unzweifelhafte scheibenförmige Verbreiterung des hinteren Endes und zwei geringere Anschwellungen, deren eine dem hinteren Kernpol anliegt, während die andere etwa die Mitte zwischen der genannten und der Scheibe einnimmt. Wir haben es sicherlich hier mit dem auch bei anderen Säugern in diesem Stadium beobachteten Theilungsvorgang der Centralkörper zu thun, durch den zwei hinter einander liegende Körner und ein Ring entstehen, durch welchen letzteren der von dem hinteren der beiden Körner (v. Korff's distalem

Endknopf) ausgehende Geisselfaden hindurchtritt. Meves, dem sich v. Korff für *Phalangista* anschliesst, bezieht beim Meerschweinchen den Theilungsvorgang auf das hintere Centralkörperchen, welches er in ein Korn und einen Ring zerfallen lässt. Ich kann weder beim Meerschweinchen, wo ich schon vor der Theilung den Geisselfaden deutlich von dem Korn, welches dem vorderen Centralkörperchen entspricht, ausgehen sehe, noch bei einem anderen Säuger diese Auffassung bestätigen und weise auch darauf hin, dass v. Korff's Zeichnungen keineswegs seiner Beschreibung, sondern der meinigen entsprechen (wo ist in Fig. 12a die angegebene Theilung?). Ich halte also im Anschluss an F. Hermann daran fest, dass bei den Säugern, soweit ein Ring besteht, derselbe ausschliesslich das Produkt des hinteren Centralkörpers ist, ebenso wie bei *Salamandra*. Das neugebildete Korn muss alsdann von dem vorderen Centralkörper abstammen, indem sich dessen geisseltragender Theil von dem mit dem Kern verschmolzenen Abschnitt abschnürt.

Bei meinem Monotremenmaterial ist allerdings diese Auffassung weder zu widerlegen, noch zu beweisen und soll von mir nur hypothetisch beigefügt werden. Auch die Ringgestalt des hinteren Centralkörpers ist nur nach Analogien zu vermuthen.

Mit dem Längenwachstum des Kerns kehren die Centralkörper wieder an die Zellperipherie zurück, und wir finden sie dann im weiteren Verlauf dieser Periode wieder ähnlich wie in der Spermide. Nur bei genauerem Zusehen erkennt man an günstigen Stellen, dass jetzt das hintere Centralkörperchen nicht der Zellmembran anliegt, sondern ein wenig unter ihrem Niveau zurücktritt und von ihr durch die gleich zu besprechende Schwanzmanchette getrennt ist.

Als ein neues Gebilde tritt uns zu Anfang der dritten Phase am hinteren Kernpol die Schwanzmanchette entgegen. Sobald der Kern seine cylindrische Gestalt angenommen hat, sehen wir von seinem hinteren Pol scheinbar in der directen Verlängerung seiner beiden Seiten zwei parallele, energisch ausgeprägte Linien ausgehen und auf den hinteren Zellpol zulaufen. Dieselben heben sich durch stärkere Lichtbrechung ab und nehmen auch bei Färbung, besonders mit Alizarinmethylenblau, etwas Farbe an. Sie entsprechen einer röhrenförmigen Membran, die von dem kreisförmigen hinteren Kernrand entspringt und den Kanal des Zellleibs umgrenzt, der Centralkörper und Geisselfaden enthält.

Die erste Entstehung dieses Gebildes kann ich bei den Monotremen ebensowenig verfolgen, wie bei den übrigen Säugern, wo ich viel Mühe auf diese Untersuchung verwandt habe. Diese Frage bildet einen alten Differenzpunkt zwischen Meves und mir. Meine ursprüngliche Anschauung, dass dieselbe, damals von mir wie von anderen als Schwanzkappe aufgefasst, aus der achromatischen Kernmembran entsteht, wenn diese durch die vom Kern vorsprossende Geissel abgehoben wird, habe ich natürlich fallen lassen müssen, seitdem durch Hermann, Meves, v. Lenhossék die anderweitige Entstehung der Geissel klargestellt und von mir anerkannt ist. Andererseits kann ich aber auch die von Meves beschriebene Genese aus Cytoplasmastrahlungen an meinen Präparaten nicht bestätigen und habe die Anschauung gewonnen, dass die Bilder, die Meves giebt, durch Faltungen der bereits bestehenden, sehr zarten membranösen Schwanzmanchette zu Stande kommen. Jedenfalls ist die Schwanzmanchette als eine membranöse cytoplasmatische Grenzschicht aufzufassen, die sich um den von der Geissel durchsetzten Kanal des Zellleibs bildet und in die membranöse cytoplasmatische Grenzschicht, die den Kern umgiebt, ausläuft, wahrscheinlich sogar von dieser aus entsteht, da sie gewöhnlich nur in der Nähe des Kerns vorhanden ist. Da nun die cytoplasmatische Grenzschicht des Kerns nichts wesentlich anderes ist, wie das, was ich damals als achromatische Kernmembran bezeichnen wollte, so würde sich meine damalige Auffassung dahin modificiren, dass ich nunmehr die Schwanzmanchette von der durch die Anlagerung und Einsenkung der Centralkörper am hinteren Kernpol perforirten cytoplasmatischen Grenzschicht ableiten möchte.

Während nun die Schwanzmanchette bei den übrigen Säugern stets in einer etwas wechselnden Entfernung vom Kern mit scharfem Rande aufhört und das hintere Stück des Geisselkanals so wenig vom Zellleib abgegrenzt ist, dass sein weiterer Verlauf und seine Mündung an der Zellmembran kaum festzustellen ist, dringt die Schwanzmanchette der Monotremen, die Anfangs auch nur in der Nähe des Kerns erkennbar ist, bald bis zur Zellmembran vor. Ich glaube zu sehen, dass sie sich dieser anlagert, wahrscheinlich sogar mit ihr verschmilzt (Fig. 19). Ich gewinne durchaus den Eindruck, als ob in den folgenden Vorgängen die Zellmembran trichterförmig in die Schwanzmanchette umbiegt; wenn ich mich über diesen Punkt vorsichtig äussere, so geschieht das, weil die Feinheit der Zellmembran eine sichere Verfolgung ihres Verlaufs um die Geisselaustrittsstelle enorm erschwert. Ich erinnere daran, dass Meves fand, dass eine Art von Geisselkanal bei *Salamandra* dadurch zu Stande kommt, dass die in die Tiefe des Zellleibs einsinkenden Centralkörper die Zellmembran einziehen. Dieses Verhalten ist nach Meves' und meinen Beobachtungen bei den Säugern zweifellos auszuschliessen; wir dürfen aber in der Schwanzmanchette eine ähnliches bedeutende, secundär entstandene Abgrenzung des Geisselkanals erblicken, die bei den Monotremen die vollständigste Ausbildung zeigt, während sie bei den übrigen Säugern nur rudimentär entwickelt wird.

Diese stattliche Ausbildung der Schwanzmanchette ist nur von kurzer Dauer. Bei der Verlängerung des Kerns gegen den hinteren Zellpol wird die Schwanzmanchette immer kleiner. Sie erscheint später wie eine schmale trichterförmige Umbiegung der Zellmembran gegen den hinteren Kernpol. In dieser Gestalt bleibt sie aber noch lange erhalten.

Während dieser Entwickelung hat sich natürlich auch der Spermioplastenleib erheblich verändert. Zunächst wird er durch das Kernwachsthum ausgezogen. Er wird zuerst eiförmig, dann spindelförmig. Er betheiligt sich alsdann aber sicher auch aktiv an der Längsentwickelung, indem er sich, solange der Kern in gestreckter Gestalt wächst, ebenfalls verlängert. Ein Heraustreten des Kerns aus dem proximalen Zellpol kann ich bei den Monotremen so wenig wie bei anderen Säugern zugeben. Ueberall verschmilzt vielmehr die vordere Zellspitze mit der Wand der Archiplasmavacuole. Von grosser Wichtigkeit ist der Umstand, dass der hintere Zellpol niemals bei den Monotremen die birnförmige Anschwellung zeigt, die bei anderen Säugern (und den Fringilliden) typisch ist und die hier dadurch zu Stande kommt, dass sich der Kern völlig in den vorderen Zellpol drängt und die gesammte Zellmasse in einen kolbigen Lappen nach hinten ausgezogen wird. Erst wenn sich die Spermioplasten zu einem Bündel zusammenlagern, wird auch bei den Monotremen eine leichte kolbige Verbreiterung des hinteren Zellpols deutlich. Aber auch in diesem Stadium bleibt mit Sicherheit erkennbar, dass die Hauptmasse des Zellleibs den Kern mantelförmig umlagert, und dass der hintere Zellpol nur um ein Geringstes den hinteren Kernpol überragt. Bei Eintritt der Schlängelung des Kerns ist auch das Wachsthum des Zellleibs abgeschlossen, da er den Schlängelungen des Kerns sich zunächst nicht anschliesst; vielleicht bildet das Stehenbleiben der Zellverlängerung den mechanischen Grund für das Auftreten der Schlängelung des Kerns.

Von den Bestandtheilen des Zellleibs ist eine spärliche Cytoplasmaausbreitung sichtbar, die unregelmässig verstreute Mitochondria zu enthalten scheint. Gerade für diese Stadien habe ich nur äusserst dürftige Bilder erzielt, es ist aber so viel auszusagen, dass eine grössere Mitochondrienanhäufung an einer bestimmten Stelle, etwa in der distalen Zellkuppe, hätte sichtbar werden müssen.

Sonst fällt im Zellleib der gross und stark färbbar bleibende chromatoide Nebenkörper noch während der ganzen Phase ins Auge. Schliesslich hebe ich noch einen negativen Befund hervor: es ist beachtenswerth, dass ein bei der Spitzenknopfformation unbetheiligter Restkörper des Archiplasmas, der zu dieser Periode bei anderen Säugern im Zellleib sichtbar ist, bei den Monotremen fehlt.

Während dieser Periode hat sich zuerst die Annäherung, dann die Verschmelzung der Spermioplasten mit der SERTOLI'schen Zelle, die Symphorese, vollzogen, am Schlusse der Periode ist ein lockeres Spermioplastenbündel um das Bündel älterer Spermioplasten, welches noch aus der vorigen Generation in Verbindung mit der SERTOLI'schen Zelle steht, angeordnet.

IV. Gegenüber der Bedeutung der dritten Periode treten die Umwandlungsvorgänge der drei übrigen Perioden an Zeit und Umfang erheblich zurück. Für meine Schilderung fällt noch besonders ins Gewicht, dass es mir gerade für diese Vorgänge, deren Erkenntniss besonders sorgfältige Conservirungen des Materials erfordert, nicht gelang, alle Einzelheiten aufzuklären.

Der archiplasmatische Abschnitt wandelt sich in einen lang ausgezogenen Spiess um, der ohne scharfe Begrenzung in den Kerntheil übergeht. Seine Existenz ist nur daraus zu folgern, dass die Kernfärbung gegen den vorderen Pol an Intensität nachlässt (Fig. 20).

Die neue Phase in der Metamorphose des Kerns manifestirt sich darin, dass seine Masse völlig homogen wird, seine Färbbarkeit mit Kernfarbstoff wird äusserst intensiv. Gleichzeitig ist eine deutliche Abnahme seiner Dicke erkennbar. Nunmehr treten die bereits erwähnten Schlängelungen des Kerns auf, die sich allmählich schärfer ausprägen und an Starrheit und Regelmässigkeit zunehmen. Die Spirale beschreibt $2^1/_2$ bis 3 ganze Windungen. Der Zellleib beginnt zunächst im proximalen Abschnitt immer dürftiger zu werden; wahrscheinlich indem er sich dem Kern fest anlagert.

Um diese Zeit muss, soweit sich aus Analogien mit anderen Spermioplasten vermuthen lässt, eine Vermehrung der Mitochondria beginnen. An einigen Stellen habe ich, wie Fig. 21 zeigt, ihre grössere Menge feststellen können.

V. Diese Phase kennzeichnet sich in meinem Material nur dadurch, dass die Abgrenzung der Centralkörperchen gegen den Kern völlig schwindet. Jetzt muss die Anlagerung der Mitochondria und ihre Verschmelzung zu einer Hülle von statten gehen. Diesen Vorgang habe ich nicht beobachten können. Aus diesem Grunde ist die genaue Feststellung des Orts ihrer Anlagerung als Lücke geblieben. Das ist nicht allein auf die Schuld der Conservirung zu schieben, denn ich habe mich überzeugen müssen, welche enormen Schwierigkeiten diese Untersuchungen an ähnlich entwickelten Spermioplasten bei der Taube, wo ich immer von neuem Material zu diesem Zwecke auf das Peinlichste conservirte, verursacht. Der Hauptmissstand liegt darin, dass um diese Zeit nach vollendeter Zusammensinterung des Kernchromatins der Kopf völlig fadenförmig geworden ist, und damit die Grenze gegen die Centralkörperchen unerkennbar erscheint. Ebenso beginnt die Grenze gegen den Schwanzfaden zu verstreichen, indem dieser sich im Anfangstheil durch Auflagerung einer Hülle zum Hauptstück verdickt. Ueber den Ort der Anlagerung der chondriogenen Hülle erlauben nur folgende Analogieschlüsse Muthmassungen. Der Vorgang kann nicht so stattfinden, wie bei den übrigen Säugern, wo währenddem schon der gesammte Zelllappen mit seinen Mitochondrien bis hinter die Centralkörper gedrängt ist und den Anfangstheil der Geissel umlagert, so dass die chondriogene Hülle nunmehr um den Anfangstheil des Geisselfadens zu liegen kommt. Der Vorgang kann auch nicht so verlaufen wie bei den Urodelen, wo allerdings bis zu diesem Zeitpunkt am hinteren Zellpol das Bild noch ganz ähnlich ist wie bei den Monotremen, nämlich das hintere Zellende etwa in der Höhe des hinteren Centrosoms aufhört, und also zunächst die ganze Mitochondrienmasse den hinteren Kernabschnitt und die Centralkörper umlagert. Bei dieser Gruppe beginnt nunmehr ein umfangreicher Entwickelungsprocess, indem die ventrale Hälfte des Zellleibs sich mit der gesammten Mitochondrienmasse an dem Axenfaden vorschiebt, und auf diese Weise die Mitochondrien auf seiner Oberfläche ablagert. Etwas derartiges müsste sich selbst auf den äusserst feinen Monotremenspermioplasten erkennen lassen. Aus dem Ausbleiben dieser Bilder dürfen wir schliessen, dass der chondriogene Mantel, der sich stets nur in einem Gebiet bilden

kann, in dem auch Zellleib des Spermioplasten gelegen hat, sich bei den Monotremen distal nur bis zum hinteren Centrosom erstreckt haben kann, und höchstens ein kleinstes Stück weiter distal auf die Geissel übergegriffen hatte. Dagegen ist auch der Umstand, dass man die Persistenz des Zellleibs bis in die letzten Phasen der Metamorphose noch neben dem Kern erkennen kann, für die Vermuthung zu verwerthen, dass auch der Kern ein Stück der chondriogenen Hülle erhält.

Endlich entsteht in dieser Periode eine Hülle um das Anfangsstück der Geissel, die sich allmählich verjüngt. Dieser verdickte Abschnitt ist als Hauptstück der Geissel zu bezeichnen.

VI. Mit Ablauf dieser Veränderungen ist die letzte Phase erreicht, in der bei dem Monotremenspermioplasten keine weiteren Veränderungen sichtbar sind, als dass die Ablösung von der SERTOLI'schen Zelle erfolgt. Die Abstossung des Zellleibrestes, die bei anderen Säugethierspermien behauptet, aber auch dort von mir bezweifelt wird, kann bei den Monotremen nicht in Frage kommen, da sich hier der Zellleib schon während der beiden vorigen Phasen bis auf einen minimalen Rest, der noch um die Gegend des hinteren Kernendes sichtbar war, reducirt hat. Abgestossene Zellfetzen sind bei den Monotremen an gut conservirten Stellen ebensowenig neben den austretenden Spermien zu sehen, wie bei anderen Säugern. Die Verschmelzung der einzelnen genetisch erkannten Bestandtheile ist jetzt äusserst innig geworden, so dass die einzelnen Abschnitte ohne scharfe Grenzen in einander übergehen.

Die reifen Spermien.

Die reifen Spermien der beiden Monotremenarten, wie ich sie sowohl auf den Hodenschnitten im Lumen der Hodenkänälchen, wie in den Nebenhoden auf Zupfpräparaten und Schnitten gefunden habe, haben folgende Beschaffenheit: Sie stellen bei beiden Arten Fäden dar, die sich nach beiden Enden auf das Feinste zuspitzen. Ihre grösste Dicke beträgt höchstens 0,3 μ, ihre Gesammtlänge ist wegen der Schlängelung kaum zu bestimmen, an günstig gelegenen Exemplaren mass ich bei *Ornithorhynchus* etwa 80, bei *Echidna* etwa 90 μ directe Entfernung zwischen beiden Enden, also ohne Berechnung der Windungen. Im ungefärbten Zustand zeichnet sich der eine Abschnitt durch seine stärkere Lichtbrechung als Kopf ab. Er macht einen etwas starreren Eindruck als der andere, der Schwanzabschnitt, und beschreibt etwa $2^1/_2$—3 ganz lockere spiralige Windungen. Seine Länge ist bei *Ornithorhynchus* etwa 36, bei *Echidna* etwa 45 μ. Mit Hämatoxylin nimmt er eine blaue Färbung an, die nach der vorderen Spitze, dem Perforatorium, etwas blasser wird, der Schwanz bleibt ungefärbt.

Bei Alizarin-Crystallviolettfärbung wird der Kopf gelbroth, der Schwanz blassroth. An der Grenze beider Abschnitte hebt sich jetzt ein scharf abgegrenztes 3,5—4 μ langes Stück von violetter Färbung ab, an dem man eine leicht angedeutete Querstreifung wahrnimmt. Es entspricht nach der Genese höchstwahrscheinlich dem mit der chondriogenen Hülle umkleideten hintersten Kopfabschnitt und dem centrosomalen Mittelstück. Eine genaue Abgrenzung des centrosomalen Mittelstücks habe ich bei der reifen Spermie mit keiner Methode darstellen können, und es bliebe der Einwand übrig, dass dieses centrosomale Mittelstück analog den anderen Säugerspermien kopfwärts von jenem durch die chondriogene Hülle verdickten Theil gelegen sei, so dass letzteres dem typischen Verbindungsstück der Säugerspermie entspräche. Hiergegen sprechen die im Verlaufe der Entwickelung beobachteten Verhältnisse der Centrosomen und des distalen Zellendes, sowie der Umstand, dass zwischen dem Kopf und dem chondriogenen Abschnitt jede Spur einer Halsformation fehlt, die an der typischen Säugerspermie die Gegend des vorderen Centralkörperchens bezeichnet[1]).

---

1) Anmerkung bei der Correctur: RETZIUS' abweichende Auffassung ist oben (p. 415, Anm.) erwähnt.

Eine Frage, die durch das Fehlen der Beobachtung frischer lebender Spermien offen bleibt, ist noch kurz zu berühren, nämlich die, wie weit die lockeren Spiralwindungen der Köpfe vitale Bildungen oder vielleicht Schrumpfungen durch Reagentien darstellen. Gegen die letztere Deutung ist, wie mir scheint, beweisend, dass sich die Spermien in den Lumen der Samenkanälchen ebenso wie im Nebenhoden in einer Lagerung befinden, die nur vital entstanden sein kann, und nur durch die präformirte Existenz der Spiralen bedingt sein kann. Wir finden die Spermien nämlich besonders in Lumen der Nebenhodenkanäle, etwas weniger im Hoden zu äusserst zierlichen Zöpfen oder Locken verflochten, wie Fig. 24 und 25 solches darstellen. Dieselben bestehen aus 3 bis 10 Spermien, deren Köpfe in dieser Weise ineinander gedreht sind.

Eine epikritische Betrachtung zur Spermiohistiogenese und Spermienstructur der Monotremen hat daran anzuknüpfen, dass wir in der ganzen Säugerreihe, abgesehen von den Monotremen, eine ausserordentliche Gleichförmigkeit und Gesetzmässigkeit im Aufbau der Spermien finden, sobald wir die histiogenetische Analyse zum Verständniss der Form benutzen. Es zeigt sich dabei, dass der einzige Spermienabschnitt, der eine grössere Variationsbreite erkennen lässt und der die allerdings vielfach starke Abweichung des Bildes der definitiven Spermienform bedingt, der Kopf, d. h. der chromatogene Bestandtheil der Spermie ist. Dieser Abschnitt bietet in Grösse und Form eine grosse Mannigfaltigkeit dar. Aber die Lagerung der übrigen Abschnitte, deren jeder einzelne wieder an Grösse kleinere Verschiedenheiten aufweisen kann, kehrt immer in derselben Weise wieder. Besonders ist es die Entwickelung der Organe am Geisselansatz, die den Säugertypus der Spermien kennzeichnen. Die Centralkörperchen, die bis zu Schluss der vierten Phase die Lage und Form beibehalten, die sie in der zweiten angenommen haben, zeigen jetzt ein Auseinanderrücken ihrer Bestandtheile. Das vordere Centralkörperchen, und eventuell, wenn man die Auffassung von MEVES und v. KORFF annimmt, der proximale Abschnitt des hinteren Centralkörperchens bleiben mit dem Kern in Verbindung, um den Hals der Spermie und den Geisselendknopf zu bilden; der, meiner Anschauung nach, dem hinteren Centralkörperchen, der Anschauung von MEVES und v. KORFF nach, nur dem distalen Abschnitt desselben entsprechende Ring wandert an dem Axenfaden entlang nach hinten, um die Schlussscheibe des Verbindungsstückes zu bilden. Der zwischen Halsstück und Schlussscheibe gelegene Theil des Axenfadens wird durch Umkleidung mit der durch Zusammenlagerung der Mitochondrien und des Cytoplasma entstehenden Spiralhülle zum Verbindungsstück der Spermie.

Die Unterschiede, die das Bild der Monotremenspermie so fremdartig gestalten, dass ihre Structur von v. BARDELEBEN vollständig missdeutet wurde, beruhen einmal in der das übliche bei den Säugern bestehende Maass ganz beträchtlich überschreitenden Längenentwickelung des Kopfes und seiner damit einher gehenden fadenartigen Verdünnung, die es erklärlich machen, dass v. BARDELEBEN ohne Kenntniss des vollständigen Entwickelungsganges diese Bildung als Verbindungsstück ansprach. In zweiter Linie steht die ganz abweichende Structur des Geisselansatzes, die weder die typische Abgliederung des Halsstückes noch die des Verbindungsstückes aufweist, sondern ein ganz eigenartig gebautes Organ enthält, welches höchst wahrscheinlich einer Verbindung der chondriogenen Hülle mit dem centrosomalen Abschnitt und dem Kopf selbst seine Entstehung verdankt. Diese Bildung hat in den niedrigeren Vertebraten gewisse verwandtschaftliche Anknüpfungen. So ist z. B. bei den Elasmobranchiern die chondriogene Hülle um das stabförmig verlängerte vordere Centralkörperchen gelagert. Am ähnlichsten verhalten sich ein Theil der Sauropsiden, besonders der Reptilien, den Monotremen. Wir finden daselbst, so besonders bei *Hatteria*, die ich an Material, welches ich Herrn THILENIUS verdanke, untersuchte, geradezu identische Bilder.

Zusammenfassend schliesse ich den Abschnitt, der die Spermiogenese der Monotremen betrifft, mit dem Hinweis, dass die Morphologie dieses Vorganges bei der besprochenen Thierordnung beträchtliche Abweichungen vom Säugertypus und Annäherungen an den Sauropsidentypus enthält. Die Morphologie der Spermiogenese der Montremen bietet ein, soviel mir bekannt, erstes Beispiel dafür, dass ein phylogenetischer Uebergangstypus auch histologisch zur Erkenntniss gelangt.

Die
Spermiogenese der Marsupialier.

Von

C. Benda,
Berlin.

Mit Tafel LXIV und LXV.

Die Spermiogenese der Marsupialier.

Das mir übergebene Material setzte sich aus Hoden und Nebenhoden von *Perameles, Phascolarctos, Phalangista, Macropus* und *Dasyurus* zusammen. Die Conservirung war theils in FLEMMING'scher Lösung, theils in RABL'scher (Sublimat-Pikrin-Essigsäure) erfolgt. Ein Hoden von *Perameles* erwies sich stellenweise ausgezeichnet von FLEMMING'scher Lösung durchdrungen, ebenso ein *Macropus*-Hoden mit RABL'scher Flüssigkeit. Das *Phascolarctos*-Material macht den Eindruck guter Conservirung und ist ebenfalls ganz genau untersucht worden, doch ist die Verwendung der Ergebnisse, wie ich hier vorwegnehme und an den einschlägigen Stellen immer aufs Neue betonen werde, in vielen Punkten unzuverlässig, weil ich im Nebenhoden keine reifen Spermien fand, und in Folge dessen selbst für manche Befunde der Spermiohistiogenese nicht sicher bin, ob es sich um abortive Formen, vielleicht vom Schluss der Brunstperiode, oder um normale handelt, eine Lücke, die um so empfindlicher ist, als *Phascolarctos* ganz sicher in erheblichen Punkten von den anderen beobachteten Species abweicht. Ich habe in Folge dessen meine bezüglichen Beobachtungen jedenfalls registrirt, in der Hoffnung, zu einer Nachprüfung und Ergänzung anzuregen.

Das *Dasyurus*- und *Phalangista*-Material erwies sich als ungenügend conservirt, vielleicht durch postmortale Veränderungen, vielleicht durch irgend einen Unfall, der den Conservirungsflüssigkeiten zugestossen war. Das *Phalangista*-Material war ich in der glücklichen Lage, aus eigenem Besitz ergänzen zu können, mit Hülfe jener, von mir 1889 am Berliner Physiologischen Institut conservirten Hoden, die ich bereits in früheren Publicationen erwähnt, aber noch nicht eingehender beschrieben habe. Das sorgfältig gehärtete FLEMMING-Material dieses Exemplars hat mir insofern wieder unschätzbare Dienste geleistet, als ich einzig an ihm Beobachtungen über die Anordnung und Verwendung der Mitochondria in der Beutler-Spermie gewinnen konnte, wofür auch das *Perameles*-Material nicht ganz ausreichte, obwohl wenigstens Andeutungen der Mitochondria auch an ihm erkennbar waren.

Schliesslich gestattete mir noch mein verehrter College FRIEDRICH MEVES Einblick in einige *Didelphys*-Präparate (Sublimat-Essigsäure-Härtung), so dass ich unter Hinzuziehung der Arbeiten von FÜRST über *Phascogale* und *Metachirus* (*Didelphys*) und von v. KORFF über *Phalangista* einen leidlichen Ueberblick über den Formenkreis der Marsupialierspermatogenese gewann.

Auf eine Lücke weise ich noch, das Fehlen von Conservirungsmaterial nach HERMANN, welches für die Beobachtungen am Archiplasma (Idiozoma) unstreitig am geeignetsten ist. Ich kann daher alle Angaben über diesen Formbestandtheil nur mit gewissem Vorbehalt geben, und mache darauf aufmerksam, dass seine Erforschung, die für die Säuger noch manchen dunklen Punkt erhält, an geeignet conservirtem Beutlermaterial besondere Aussichten böte.

Es war von vornherein klar, dass die Spermiogenese der Marsupialier keine ähnlichen Ueberraschungen wie die der Monotremen bringen konnte. Für die gröberen Verhältnisse hatte bereits die Arbeit CARL M. FÜRST's für zwei Beutler, *Phascogale* und *Metachirus* (*Didelphys*) beachtenswerthe Beobachtungen

beigebracht. Wenn ich denselben früher gewisse Zweifel entgegenstellte, die durch die offenbar höchst mangelhafte Conservirung des Materials durchaus zu begründen waren, habe ich mich doch gern überzeugt, dass manches davon auch der Nachprüfung an guten Material Stand hält. Für die Spermiohistogenese waren sie dagegen einmal in Folge der Conservirung, andererseits aber auch entsprechend dem damaligen Stand unserer Kenntnisse nicht erschöpfend. Ich habe später meine Beobachtungen der Spermiohistogenese von *Phalangista* kurz berichtet. Dieselben zeigten die Betheiligung der Mitochondria an der Bildung des Verbindungsstückmantels, enthielten aber einen mir äusserst bedauerlichen Irrthum hinsichtlich der Kopfbildung. Die werthvolle Arbeit v. KORFF's berichtigte diesen Fehler und stellte die Spermiohistiogenese von *Phalangista* in allen wesentlichen Punkten klar.

Ueber den allgemeinen Aufbau des functionirenden Marsupialierhodens möchte ich nur kurz bemerken, dass in der Umgebung der gewundenen Samenkanälchen stets reichlichere Anhäufungen von interstitiellen Zellen als bei den Monotremen gefunden werden. Dieselben sind bei *Phalangista* am geringsten, reichlicher bei *Perameles* und *Didelphys* (MEVES' Schnitte), ganz mächtig bei *Macropus* und *Phascolarctus.* Die Zellen bestehen aus einer, vielleicht durch ungenügende Erhaltung der Fetttröpfchen vacuolisirten Aussenzone, und einer sehr grossen, dichteren Innenzone, die den Eindruck des Archiplasmas macht und ein Centrosomenpaar enthält. Der Kern liegt dieser Schicht etwas excentrisch auf. Er ist ziemlich chromatinreich. Der Zellleib enthält allerlei körnige Einschlüsse, Krystalle wurden indes nicht gefunden.

Die Samenkanälchen besitzen eine lamellöse, ziemlich dünne Membrana propria, die immerhin die der Monotremen etwas an Dicke übertrifft. Das Kanälchenepithel besitzt z. B. bei *Phalangista* eine Dicke von ca. 70 μ und lässt ein Lumen von durchschnittlich 110 μ frei; die schon makroskopisch auffällig umfangreichen Samenkanälchen von *Perameles* zeigen eine Epitheldicke von ca. 100 μ, ein Lumen von ca. 190 μ.

Der Aufbau des Epithels trägt im Allgemeinen den typischen Säugercharakter, sogar in lapidarer Einfachheit. Die Schichtung des Epithels in wohl gekennzeichneten Zelltypen tritt uns durch die bei allen gesehenen Marsupialiern erhebliche Grösse der Zellen, die sich bei einigen, wie *Perameles* und *Phascolarctus*, zu einer für Säuger wahren Riesigkeit steigert, besonders klar vor Augen.

Wir finden also bei allen Beutlern dieselbe, jedem einzelnen Spermioplastenstadium entsprechende Anordnung des benachbarten Kanälchenepithels, wie wir sie bereits im Vergleich mit der Monotremenanordnung oben skizzirt haben. Unter diesen Typen tritt uns zunächst derjenige entgegen, den ich als den provisorischen Ruhezustand bezeichne. Das Epithel enthält weder Spermien noch Spermioplasten, sondern eine eingliedrige Schicht Spermiogonien, eine eingliedrige Schicht Spermiocyten und die mehrgliedrige Schicht Spermiden. Die für letztere theoretisch erforderliche Vierreihigkeit ist oft genug zu sehen, allerdings auch an genauen Querschnitten nicht ausschliesslich, sondern häufiger auf drei reducirt. Der Grund liegt offenbar darin, dass die äusseren Schichten durch die eingelagerten SERTOLI'schen Zellen und die erheblichere Zellgrösse einen, auch durch die grössere Peripherie ihres Kreises nicht ganz compensirten Raum einnehmen, und somit die Spermiden zur Ausfüllung der Lücken seitlich verschoben werden.

Von diesem Bilde ausgehend finden wir mit dem Eintritt der Spermidenmetamorphose den Beginn der Differenzirung neuer Spermiocyten zusammenfallen, wir erkennen ihr allmähliches Vorrücken nach innen, bis in der zweiten Hälfte der Spermioplastenmetamorphose die ältere Spermiocytengeneration zuerst durch die erste Reifungstheilung Spermiocyten zweiter Ordnung (EBNER'sche Zellen), dann durch die zweite Theilung Spermiden erzeugt, und nunmehr die Ersatzspermiocyten die Stelle der vorigen Spermiocytengeneration einnehmen. Der Ausstossung der reifen Spermien gehen die Vermehrungstheilungen der Spermiogonien vorher, und nach vollendeter Ausstossung zeigt das Epithel wieder den provisorischen Ruhezustand.

Der relativ grossen Ausdehnung der zweiten Hälfte der Spermiohistogenese bei den Säugern, besonders der Phänomene, die die definitive Gestalt der Centrosomen und der Mitochondrien begründen, entspricht die bekannte Thatsache, dass in allen Säugerhoden eine relative Anhäufung der Kanälchen besteht, die die neugebildeten Spermiden neben Spermioplasten zeigen, die auf den ersten Blick nahezu reif sind, nämlich ausgebildete Köpfe besitzen. Das trifft auch für die Beutler zu. Hier kommt nun aber hinzu, dass auch die vierte Spermioplastenphase, die die Ausbildung der Köpfe enthält, eine grössere Ausdehnung besitzen muss. Damit dürfte es zusammenhängen, dass die in diese Phase fallende Periode der Reifungstheilungen mit einer gewissen Gemächlichkeit verlaufen muss, so dass deren Bilder, wie mir scheint, in ungewöhnlicher Reichhaltigkeit im Beutlerhoden erscheinen, und für die Beobachtung ihrer einzelnen Stadien besonders gut Gelegenheit geboten wird. Besonders möchte ich hervorheben, dass sich die Beobachtung der Spermiocyten II. Ordnung (Ebner'schen Zellen, Präspermiden), zu deren Vertheidigung Ebner bei der Ratte erst komplizirte Berechnungen ausführen musste, bei den einfachen Schichtungsverhältnissen von *Perameles* in klassischer Klarheit darbietet.

Auch die Vertheilung der Epitheltypen auf den Längs- und Querschnitt der Kanälchen entspricht durchaus der Säugernorm, insofern, als der Querschnitt stets einen einheitlichen Typus, der Längsschnitt eine genaue räumliche Wiedergabe der chronologischen Folge der Typen bildet.

Die einzige Beobachtung einer unregelmässigen Durcheinanderwürfelung der Typen bei einem Beutler betrifft das vorliegende Exemplar von *Phascolarctos*. Erst eine weitere Untersuchung neuen Materials, die für dieses merkwürdige Object, wie schon erwähnt, aus mehreren Gründen dringend erforderlich ist, kann Aufklärung darüber bringen, ob es sich hier um ein regelmässiges Vorkommniss wie beim Menschen und den Monotremen handelt, oder ob der bezeichnete Befund eine individuale Abnormität von physiologischen Ursachen ist. Bei Beginn oder Schluss von Brunstperioden kommen solche Unregelmässigkeiten auch bei anderen Säugern vor; der Umstand, dass der vorliegende Hoden im November, inmitten des australischen Frühlings gesammelt ist, würde immerhin für eine Typicität sprechen.

Einige Sonderheiten des Marsupialierhodens sind aber von Fürst ganz zutreffend, selbst an jenem schlechten Material erkannt worden. Es ist das erstens die Theilnahme der in Umbildung begriffenen Spermiden, der von mir als Spermioplasten bezeichneten Zellen, an der concentrischen Epithelschichtung, d. h. das Fehlen der in der damaligen Nomenclatur figurirenden Ebner'schen Spermotoblasten, oder, wie wir jetzt sagen, das Ausbleiben einer Gruppirung der Spermioplasten zu radiären Bündeln um Sertoli'sche Zellen. Wir sehen also beim Marsupialierhoden, dass in den Kanälchen, in denen eine Spermiogenese stattfindet, die Spermioplasten in einer anfänglich breiten Schicht die Stelle der verwandelten Spermiden einnehmen. Im weiteren Fortschritt der Umwandlung vermissen wir lange Zeit jede Spur einer Gruppirung der Spermioplasten, und eine Umordnung erfolgt nur in dem Sinne, dass sich alle Spermioplasten etwa vom Ende der dritten Umwandlungsphase an in einer eingliedrigen Phalanx mit den Köpfen gegen die Peripherie, mit den Zellleibern und Geisseln gegen das Lumen gerichtet, als innerste Epithelschicht neben einander lagern, fast ganz wie das Fürst abbildet. Nur die weiten Zwischenräume, die auf seinen Bildern zwischen den einzelnen Zellschichten, sowie zwischen den äusseren Zellschichten und den Spermioplasten erkennbar sind, sind auf Rechnung einer postmortalen Verunstaltung oder schlechten Conservirung zu setzen. Erst kurz vor der Reifung, nach Entstehung der neuen Spermiden, tritt bei einigen Beutlern, so bei *Macropus* eine Art unvollkommener Gruppirung ein, indem hier wenigstens immer eine geringe Zahl von Spermioplasten in näherer Beziehung zu einander steht. Bei sorgfältiger Musterung der Präparate erkennt man dasselbe andeutungsweise auch bei anderen, wie ich es von *Perameles* Fig. 10 abgebildet habe.

Auch ein anderes wichtiges Verhältniss hat Fürst bereits annähernd zutreffend abgebildet, aber in seiner besonderen Bedeutung nicht gewürdigt. Wir finden auf seinen Bildern der Kanälchenquerschnitte, am deutlichsten aber auf den Flächenbildern (Tangentialschnitten) der Kanälchen (Fig. 5, 6 u. 41) wunderliche Darstellungen einer Zellart, die Verfasser als Randzellen bezeichnet und deren Identität mit den Sertoli'schen Zellen er ebenfalls richtig erkannt hat. Er giebt von ihnen an, dass sie auf dem Flachschnitt auffallend scharfe Begrenzungen hätten und zeichnet die Kerne der „Stammzellen" und „Mutterzellen", d. h. der Spermiogonien und Ersatzspermiocyten, die nach seiner Angabe diese Begrenzung nicht haben sollen, geradezu in den Randzellenleib. Er behauptet ferner, dass sie keine radiären Fortsätze hätten. Die beiden letzteren Angaben sind, wie wir später sehen werden, nicht zutreffend; aber richtig ist an seinen Figuren die ganz kolossale Menge der Sertoli'schen Zellen bei allen Marsupialiern, die diejenige der meisten mir bekannten Säuger um ein erhebliches übertrifft und der Ratte und Maus (vergl. v. Ebner's Flächenbilder der ersteren) auch nur etwas nahe kommt. Wir finden nämlich, dass bei den Beutlern selbst unmittelbar nach der durch die Vermehrungstheilungen erfolgten Ergänzung der Spermiogonienschicht, gemeinhin auf den Querschnitten Sertoli'sche Zellen und Spermiogonien abwechselnd liegen. Nach dem Flachschnitte ergiebt sich, dass dieses Bild in der Weise zu Stande kommt, dass die Spermiogonien ein lediglich aus einer einfachen Zellreihe bestehendes Netz bilden, in dessen Maschen immer je eine Sertoli'sche liegt. Gleichzeitig erkennt man an den Flachschnitten, dass die Sertoli'schen Zellen in diesem Stadium kein Syncytium bilden, sondern scharf von einander getrennt sind, wenn auch die von Fürst abgebildete Grenze thatsächlich nicht ihnen, sondern den Spermiogonien zukommt.

Die vegetativen Geschlechtszellen.

Im Anschluss an die letzten Erörterungen möchte ich bei den Marsupialiern die Besprechung der Sertoli'schen Zellen derjenigen der germinativen vorausnehmen. Diese Zellart bildet eine der merkwürdigsten Wahrzeichen des Beutlerhodens, und ihre Kenntniss ist von mir besonders denjenigen anempfohlen worden, die noch an Formübergänge irgend welcher Art zwischen Spermiogonien und Sertolischen Zellen glauben.

Das wichtigste Zellmerkmal bildet hier wie bei allen anderen Säugern der seitlich und distal ohne scharfe membranöse Begrenzung verschwimmende Zellleib. Es ist schwer verständlich, wie Fürst gerade dieses Merkmal verkennen konnte, da es ganz klar ist, dass die scheinbare membranöse Begrenzung der Sertoli'schen Zellen bei den Beutlern lediglich durch den regelmässigen Kranz germinativer Zellen, der eine jede umgiebt, auf dem Flachschnitt vorgetäuscht wird. Dass die Membran aber nicht den vegetativen Zellen, sondern den germinativen Zellen angehört, folgt bei der Betrachtung des Flachschnittes aus der Thatsache, dass sich die Begrenzung zwischen die benachbarten germinativen Zellen fortsetzt, und zweitens aus der Thatsache, die sogar auch von Fürst notirt wird, dass sich die Begrenzung an den auf Kanälchenquer- und -längsschnitten gesehenen Seitenansichten der Sertoli'schen Zellen nicht wiederfindet.

Haben nun die Sertoli'schen Zellen der Beutler keine radiären Fortsätze, wie Fürst angiebt? Ich konnte diesem geschätzten Autor darin durchaus zustimmen, dass die Sertoli'schen Zellen der Beutler keine radiären Fortsätze mit Spermioplasten*bündeln*, wie diejenigen der anderen Säuger, tragen. Trotzdem konnte ich mich bei allen Species von dem Vorhandensein äusserst zarter protoplasmatischer Fortsätze überzeugen, die zwischen den Spermiocyten hindurch gegen das Lumen zu in der Richtung der Spermioplasten verlaufen. Der Structurunterschied zwischen diesen Fortsätzen und den schön parallelfaserigen der Monotremen ist allerdings recht augenfällig. Man erkennt indess mit guten Färbungen auch deutlich

innerhalb der Fortsätze ganz isolierte Fibrillen. In den ersten Stadien der Metamorphose sind die Fortsätze durch die riesigen Spermiocyten stark zusammengedrängt und daher schwerer sichtbar, in den späteren aber, sobald die grossen Spermiocyten in die Spermidensäulen aufgelöst sind, sind sie nicht zu übersehen. Eine deutliche Verfolgung der Fibrillen bis zu den Spermioplasten ist mir nicht gelungen. Dass aber auch bei den Marsupialiern eine typische Symphorese zwischen SERTOLI'schen Zellen und Spermioplasten stattfindet, halte ich nicht für zweifelhaft. Denn einmal ist hier die im Laufe der Umwandlung der Spermioplasten eintretende polare Stellung der letzteren ebenso typisch bei dieser Ordnung, wie bei anderen Säugern, obgleich sie nicht in Bündeln liegen. Die in den späteren Stadien der Metamorphose erkennbare Andeutung der Bündelbildung ist höchst wahrscheinlich bei dieser Ordnung nicht auf eine active Annäherung beider Zellarten zurückzuführen, weder auf eine Retraktion der Fusszellen, noch auf eine chemotaktische Bewegung der Spermioplasten, sondern auf eine passive Verlagerung durch den Druck der vordrängenden Spermidensäulen. Aber gerade diese Thatsache beweist, dass die scheinbar frei um das Lumen gruppirten Spermioplasten weder thatsächlich frei sind, noch beliebig durch unsichtbare Zellbrücken mit den rückliegenden Wandelementen verbunden sind, sondern dass sie lediglich mit SERTOLI'schen Zellen zusammenhängen, mit denen sie doch bei ihrer Entwickelung nichts zu thun hatten, also durch Symphorese in Beziehung gekommen sein müssen. Nun aber endlich am wichtigsten ist ein Grund, den ich selbst bisher nicht recht gewürdigt hatte: Die Unscheinbarkeit der Bündelbildung bei den Marsupialiern steht offenbar in directer Beziehung zu der anderen auffälligen Eigenthümlichkeit der Beutlerfusszellen, ihrer kolossalen Menge, und beide Thatsachen bilden zusammen einen neuen Beweis für die Bedeutung der Symphorese auch in dieser Säugerordnung. Die reichliche Einsprengung der SERTOLI'schen Zellen erübrigt eine Zusammenziehung grösserer Spermioplastenmengen zu Bündeln, da genügend SERTOLI'sche Zellen vorhanden sind, um auch kleine Gruppen von Spermioplasten zu versorgen, zumal da die verzwickten Spermioplasten- und Kopfformen einer engen Zusammenlagerung grosser Bündel hinderlich wären. Die genaue Zahl der zum Bereich einer SERTOLI'schen Zelle gehörigen Spermioplasten ist übrigens sehr schwer zu ermitteln wegen der lockeren Anordnung, obgleich durch die Grösse der Zellen ihre Individualität auch im Querschnitt leicht feststellbar ist. Kurz vor der Ausstossung habe ich bei *Perameles* verschiedentlich 16 Spermien in einer Gruppe gezählt; auf dem Längsschnitt hat man aber den Eindruck, als ob die Gruppen erheblich kleiner seien.

Der Zellleib der SERTOLI'schen Zellen enthält im peripherischen Abschnitt stets reichlich Fetttropfen, die bei den Species mit kleineren Kernen, z. B. *Phalangista*, den Kern von allen Seiten umgeben, besonders auch seitlich von ihm in lockeren Reihen liegen, gegen das Lumen zu aber erheblich an Menge abnehmen. Hier finden sich Mitochondria, aber in spärlicherer Menge, als ich sie bei anderen Amnioten vorfand. Ein sehr merkwürdiges Vorkommniss, das auch von v. BARDELEBEN bereits ausführlich besprochen wird, ist bei *Phascolarctos* zu notiren: „An jedem der riesengrossen Fusskerne liegen eine Anzahl starrer und „structurloser", oder schwach gekrümmter, prismatischer, Holzscheiten ähnlicher Körper", die an anderer Stelle als Krystalle beschrieben und von Blutfarbstoffkrystallen abgeleitet werden. Ich habe diesen Befund bestätigen können. Die Bildungen sind ganz unzweifelhaft Krystalle. Und wenn ich auch über Herkunft und Bedeutung nicht so viel wie mein verehrter Voruntersucher auszusagen weiss, so halte ich es doch für wahrscheinlich, dass es sich hier um Analoga der beim Menschen von LUBARSCH in den Hodenepithelien gefundenen Krystalle handelt. Die Krystalle liegen auch beim Menschen an derselben Stelle, wie bei *Phascolarctos*, denn die Angabe LUBARSCH's, dass sie beim Menschen in den Spermatogonien liegen, ist irrthümlich; auch hier sind die SERTOLI'schen Zellen ihre Ablagerungsstätte. Ob es sich bei *Phascolarctos* um die von LUBARSCH im menschlichen Hodenepithel gefundenen CHARCOT-LEYDEN'schen Krystalle oder die morphologisch und

mikrochemisch etwas verschiedenen spezifischen „LUBARSCH'schen" Krystalle handelt, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Der Grösse nach entsprechen sie den ersteren, der Form nach den letzteren, da sie wie diese keine deutlichen Octaëder, sondern nur schlanke Spindeln ohne ausgeprägte Flächen bilden, also mehr als Krystalloide anzusprechen sind. Uebrigens lässt LUBARSCH die Verwandtschaft beider Formen als wahrscheinlich zu. Das Merkwürdigste an dem *Phascolarctos*-Befunde ist, dass bisher weder LUBARSCH und REINKE, die diese Frage verfolgt haben, noch mir unter dem grossen Säugermaterial, welches mir im Laufe der Jahre durch die Hände und das mikroskopische Gesichtsfeld gegangen ist, ausser dem Menschen und eben nunmehr *Phascolarctos* eine Säugethierspecies aufgestossen ist, die die gleichen Gebilde besitzt. Ich möchte aber nicht in den Verdacht kommen, hieraus auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Mensch und *Phascolarctos* schliessen zu wollen. Vielmehr würde ich das Augenmerk darauf richten mögen, ob die Krystallbildungen vielleicht mit bestimmten functionellen Zuständen in Zusammenhang steht. Beim menschlichen Hoden ist der unvollkommene Brunstzustand, der bei den Thieren zu Beginn und Schluss einer Brunstperiode besteht, gewissermaassen chronisch. Es wäre also zu entscheiden, ob ein vollfunctionirender *Phascolarctos*-Hoden ebenfalls die Krystalle enthält, und der Befund an unserem Exemplar wäre mir einstweilen ein weiteres Symptom für seine Anomalie.

Wir kommen schliesslich zur Besprechung der SERTOLI'schen Kerne. Dieselben sind bei allen Marsupialiern von einer Beschaffenheit, die sie etwas von dem gewohnten Bilde entfernt, bei manchen Species der Ordnung haben sie aber einen ganz monströsen Bau.

Die, sagen wir, homöotypischen Formen fand ich bei *Phalangista* und *Macropus*. Sie sind hier kurz ellipsoid, fast kugelig, von auffallend regelmässiger praller Form, die nicht die Faltungen und Abplattungen der gewöhnlichen SERTOLI'schen Kerne erkennen lässt. Sie enthalten einen auffallend grossen, drehrunden, stark färbbaren Nucleolus, der mit allen Methoden völlig die Chromatinreaktion zeigt, keine der sogenannten Intranucleolarkörper F. HERMANN's erkennen lässt und immer in einer grösseren Höhle gelegen ist, die von jeder Gerüstsubstanz frei ist. Die Aussenschicht des Kerns enthält ein sehr dichtes Gerüst von einer Substanz, die keine deutlichen Chromatinbrocken erkennen lässt, aber im Ganzen auch erheblich färbbarer ist, als die Liningerüste der germinativen Zellen. Die Kerne dieser beiden Species liegen meist in einiger Entfernung von der Kanälchenmembran, so dass zwischen Membran und Kern ein deutlicher Zellfuss frei bleibt.

Die Fusszellenkerne von *Phascolarctos* und *Perameles* sind von kolossaler Grösse, so dass sie diejenigen der Spermiogonien um ein Vielfaches, stets aber auch die der grössten Spermiocyten um ein Erhebliches übertreffen. Ihre Gestalt ist unregelmässig, stark gelappt, vielfach gegen die benachbarten Zellen abgeplattet, oft etwas kegelförmig, die Basis der Kanälchenmembran zugewandt, von einer starken, aber nicht ganz die des Chromatins erreichenden Färbbarkeit; sie enthalten ein sehr derbfädiges, intensiv färbbares Liningerüst, welches an der Kernperipherie am dichtesten ist. Innerhalb des Gerüstes liegen meist noch eine ganze Anzahl kleinerer Hohlräume, die Nucleolus-ähnliche Chromatinbrocken enthalten. Die Kerne dieser beiden Species füllen oft die ganze Breite des Fusszellenleibes aus, so dass höchstens noch an einer Seite ein schmaler Zellstreifen übrig bleibt, der als „Fuss" der Kanälchenmembran aufsitzt; auch zwischen Kanälchenmembran und Kern bleibt meist nur ein äusserst dürftiger Zellstreifen.

Die germinativen Zellen.

Die Anordnung dieser Zellen ist bereits besprochen und ihre Zugehörigkeit zum Säugertypus hervorgehoben. Auch im inneren Bau schliessen sie sich den hier bekannten Formen durchaus an und geben durch ihre Grösse ein hervorragendes Studienobject. Ich habe die ganze Serie bei *Phalangista* und *Perameles*

durchgezeichnet, bringe aber nur letztere zur Wiedergabe auf Taf. LXIV, da beide in allen Punkten gleichartig sind und nur die von *Perameles* durch noch grössere Formen hervorragen. *Macropus* schliesst sich, soweit ich an dem für die Feinheiten der Zellstructur nicht genügend conservirten Material erkennen kann, vollständig an. *Phascolarctos* dagegen dürfte noch einige Sonderheiten hervorkehren, die an besser konserviertem Material verfolgenswerth wären. Es fällt hier eine besondere Lockerheit der Kerne auf, die nur auf einer ausserordentlichen Zahlbeschränkung der Chromosomen beruhen kann; doch gelang es mir hier nicht, die ganze Reihe aufzufinden, besonders fand ich nur wenig Reifungstheilungen. Ich habe daher von einer Darstellung abgesehen.

Die besondere Grösse der Elemente bei *Perameles* macht sich erst bei den Spermiocyten voll geltend; Spermiogonien und die ersten Vorbereitungsphasen sind nicht deutlicher wie bei anderen Species, entschieden sogar ungünstiger als bei den Raubthieren und selbst bei den Monotremen. Einige Spermiogonientheilungen bringe ich von *Phalangista* zur Abbildung. Sie scheinen sich den typischen somatischen Theilungsfiguren anzuschliessen.

Die Ausbildung der vollständigen Spermiogonienschicht (Uebergangsspermiogonien v. Lenhossék's) tritt bei den Beutlern schon durch die Unterbrechungen seitens der zahlreichen Sertoli'schen Zellen niemals so klar hervor, wie bei den übrigen Amnioten. Doch ist sie bei den Beutlerspecies mit kleinen Sertoli-Kernen leicht erkennbar, indem hier durch die Spermiogonienvermehrung die Füsse der Sertoli-Zellen stark verschmälert und die Kerne in die zweite Schicht hinausgedrängt werden, während bei *Perameles* auch in diesem Stadium die Spermiogonien ihren Platz neben den grossen Kernen suchen müssen. Auch dürfte hier der Ruhezustand der neugebildeten Spermiogonien von sehr kurzer Dauer sein, so dass man die Differenzirung zwischen den persistirenden Spermiogonien und den jungen Spermiocyten sehr bald erkennt. Der Verlauf der ersten Phänomene der Chromatinanreicherung entspricht ganz dem bei den Monotremen beschriebenen. Auch hier sehen wir das Synapsisstadium (C_3) der Bildung individualisirter Chromatinstränge vorausgehen, und können es nicht als eine Conjugation von solchen betrachten, ebenso ist die Unabhängigkeit der Lage des Synapsiskerns von der Sphäre zweifellos festzustellen. Allerdings finden sich bei den Beutlern einige Andeutungen, dass seitliche Verschmelzungen von Chromatinfäden beim Ausgang der Synapsis und bei der Entstehung der dickeren Stränge eine Rolle spielen. Hin und wieder sieht es aus, als ob ganze Bündel sich zusammenlagern. Nirgends ist der Unterschied zwischen dem Fadengewirr der Synapsis und der einfachen Chromatinfigur der nächsten Stadien deutlicher als bei den Beutlern, aber ich halte daran fest, dass weder die Anbildung des Chromatingerüstes aus der ruhenden Spermiogonie, noch die Vereinfachung desselben bei der Spirembildung ohne eine arge Künstelung auf die Ausbreitung und darauf folgende Halbreduktion präformirter Chromosomen bezogen werden können.

Vom nächsten Stadium an tritt bei den verschiedenen Beutlern mehr oder minder deutlich die Zusammensetzung der Chromatinstränge aus Mikrosomen zu Tage. Bei *Perameles* ist sie jetzt bereits ausserordentlich klar, bei *Phalangista* und *Phascolarctos* kann ich sie erst ein Stadium später erkennen. Die Mikrosomen der Chromatinfäden, die aus dem Synapsisstadium hervorgehen, liegen aufgereiht in einem Gerüst von Lininbalken, die vorwiegend parallel verlaufen und nur durch einige senkrechte Verbindungsfäden in Beziehung stehen. Hierdurch entstehen in der Seitenansicht Bilder, die den von Bonnevie dargestellten ähneln; stellenweise sieht es auch aus, als ob die Mikrosomen in Vierergruppen stehen. Diese Bilder haben nichts mit den postulirten Vierergruppen der Reifungstheilungen zu thun, da sie vor Eintritt der Reifungstheilungen längst wieder verschwinden, auch keineswegs regelmässige, äquivalente Chromatinkörner, Chromosomen enthalten. Ebensowenig sind diese Strangbilder als Vorläufer der Längsspaltung anzusehen, ebenfalls aus dem Grunde, weil sie im nächsten Stadium wieder fehlen. Diesen Punkt möchte ich besonders hervor-

heben, weil es mir scheint, dass derartige Bilder als frühzeitige Längsspaltungen der Chromosomen beschrieben sind. Namentlich bei *Phalangista* ist der Eindruck, dass das Chromatin in diesem Stadium einen einfachen, vielfach gewundenen Strang bildet, sehr frappant. Bei *Perameles* sieht man stets mehrfach Verbindungen zwischen den Schleifen. In diesem Stadium tritt bei *Perameles* der Nucleolus als ein merkwürdig eckiges, oft keilförmiges Gebilde in Erscheinung.

Im weiteren Verlauf lockert sich der Chromatinstrang und tritt mehr an die Kernperipherie, die Kerne zeigen jetzt enorme Vergrösserung. Ausser dem eckigen Nucleolus tritt jetzt regelmässig ein zweites ähnlich färbbares Gebilde von Linsenform hervor, welches vielleicht v. LENHOSSÉK's Intranuclearkörper entspricht. Seine Eigenheiten der Färbung, seinen körnigen Bau, die der Genannte beschreibt, habe ich indess an meinen Präparaten nicht feststellen können. Das Chromatin hat nunmehr eine merkwürdige Veränderung erfahren. Der Strang beginnt sich jetzt zu segmentiren, denn man erkennt jetzt zweifellos freie Enden. Aber ebenso sicher lassen sich noch Anastomosen erkennen, so dass auch jetzt noch nicht von Chromosomen gesprochen werden kann. Nunmehr tritt aber bei den Beutlern und ganz besonders schön bei *Perameles* ein Verhalten in die Augen, welches in unvollkommener Ausbildung auch schon anderen Autoren vorgelegen hat, die Rosenkranzform des Fadens. v. LENHOSSÉK vermuthet noch, dass es sich hierbei um ein Kunstproduct handeln könne, ich glaube aber, dass die Ausbildung bei *Perameles* keinen Zweifel gestattet, dass wir ein principiell wichtiges Bauverhältniss vor Augen haben, welches wahrscheinlich bei den kleineren Verhältnissen der anderen Säuger durch Verklumpung undeutlicher wird. Wir sehen hier, dass die Chromatinmikrosomen, welche jetzt im Gegensatz zum vorigen Stadium einen in der Axe des Fadens liegenden Strang bilden, sich in fast regelmässigen Abständen verdicken, und dass diese Verdickungen deutliche feine Zacken besitzen. Von den Zacken gehen nun feine Lininstränge aus, die weit in den Kern einstrahlen, sich wahrscheinlich mit solchen benachbarten Strängen verbinden. Es kommt hierdurch ein Bild zu Stande, welches eine offenbare Analogie zu den Federbart- oder Flaschenbürstensträngen der Oocyten besitzt.

Bei *Phalangista* konnte ich nur die Zacken der Chromatinfäden mit vereinzelten Lininbrücken erkennen, aber gerade der Vergleich mit den entsprechenden Bildungen der Eizelle spricht doch dafür, dass wir es mit einem normalen Structurverhältniss zu thun haben.

Auch bei *Phascolarctos* bietet sich dasselbe Bild wie bei *Phalangista.* Hier ist die ausserordentlich lockere Anordnung des Chromatinknäuels auffallend, die durch eine grosse Ansammlung von Kernsaft zwischen den Schlingen zu Stande kommt. Hier hat man zunächst den Eindruck, als ob schon ganz isolirte Chromosomen vorliegen. Bei genauer Musterung dickerer Schnitte findet man aber ebenfalls Anastomosen. Die Ausbildung des Polfeldes tritt an den grossen Zellen der Beutler weniger hervor als an denen der Monotremen, aber verhält sich offenbar wie dort, nämlich ohne Beziehung zur Sphäre. Auch bei den Marsupialiern glaube ich behaupten zu dürfen, dass die deutliche Isolirung der Chromosomen erst im nächsten Stadium, gleichzeitig mit der Längsspaltung, zur Ausbildung gelangt. Von diesem Stadium geben *Phalangista* und *Perameles* ausgezeichnete Bilder, die sich durchaus den früher beobachteten anderer Säuger anschliessen.

Ueber das Verhalten des Zellleibs und der Sphäre während der Vorbereitungsperiode ist nicht viel Besonderes auszusagen. Die Verhältnisse schliessen sich ganz den übrigen Säugern an. Die Mitochondria sind von mir an meinem Exemplar von *Phalangista* vorzüglich dargestellt worden. Sie zeigen das typische Verhalten der Säuger, weichen also durch ihre lockere Anordnung um die Sphäre und unregelmässige Vertheilung durch den Zellleib durchaus von der polsterförmigen Anhäufung, die wir bei den Monotremen sahen, ab.

Ein merkwürdiges Verhältniss bei *Perameles* bildet eine Gruppe von bräunlichen, fast gleich grossen Körnern, die stets in der Nähe der Sphäre im Zellleib gefunden werden, und von den späteren Phasen der Vorbereitungsperiode an einen constanten Befund der Samenzellen bis zum Schluss der Spermienentwickelung bilden. Die Körnergruppe theilt sich auch bei den Reifungstheilungen. Sie ist mit keinem der sonst bekannten Zellgebilde völlig identisch, also weder mit den Mitochondria, noch auch mit dem chromatischen Nebenkörper, mit dem sie zunächst Aehnlichkeit besitzt. Nichtsdestoweniger muss es sich um letzteren handeln, da ich kein diesem entsprechendes anderwärtiges Gebilde bei *Perameles* gefunden habe. Auch bei *Phalangista* ist, wie v. Korff zutreffend abgebildet hat, der chromatoide Nebenkörper aus einzelnen Körnern zusammengesetzt. Aber bei dieser Species verhält er sich tinctoriell auch wirklich chromatoid, indem er die Kernfarben lebhaft aufnimmt. Der Körnerhaufen bei *Perameles* besitzt aber eine bräunliche Eigenfarbe und ist gegen Hämatoxylin refractär. Es scheint also hier ein Pigmenthaufen an die Stelle jenes Gebildes getreten zu sein.

Die Reifungstheilungen.

Dieselben stellen sich bei unseren Marsupialiern in besonders schönen Exemplaren dar, allerdings auch bei meinem sorgsamst conservirten *Phalangista*-Material nicht ohne Verklumpungen, so dass ich eine sichere Zählung der Chromosomen nicht erlangen konnte, wenigstens insofern, als es mir nicht in einer erheblichen Anzahl von Fällen gelingt, einheitliche Zahlenergebnisse zu finden. Jedenfalls sind die Chromosomenzahlen bei den Marsupialiern niedrig. Bei *Phalangista* und *Perameles*, wo ich erhebliche Mengen von Reductionstheilungen sah, zählte ich oft 8 Chromosomen, und die überzeugten Anhänger der Chromosomenstabilität einer jeden Thierspecies werden daraus schliessen dürfen, dass dieses die typische Zahl ist.

Der Verlauf der beiden Theilungen schliesst sich in den wesentlichen Punkten dem von v. Ebner erlangten Ergebniss an. Besonders ist das eingeschaltete Ruhestadium der Spermiocyten II. Ordnung (Ebner'sche Zellen, Präspermiden) auf das Beste ausgeprägt. Recht günstig liegen, wie schon erwähnt, die Bedingungen bei *Perameles* für das Studium dieses Verhältnisses. Während nämlich bei allen anderen Säugern die dicht gedrängten Spermiocyten schon bei ihrer Vergrösserung in den letzten Stadien der Vorbereitungsperiode nicht mehr in einer Reihe Platz finden und sich bei einander vorbei schieben, so dass sie gewöhnlich mindestens zwei Reihen einnehmen, finden wir bei *Perameles* an genauen Querschnitten der Kanälchen die Spermiocyten bis zur ersten Theilung einreihig. In Folge dessen lässt sich bisweilen in einem grösseren Kanälchenabschnitt nach Ablauf der ersten Theilung die nunmehr zweireihige Schicht der Präspermiden erkennen. Nach der zweiten Theilung liegen allerdings nur selten alle 4 Zellen in einer Säule. Hier findet vielmehr regelmässig eine seitliche Verschiebung der ja erheblich kleineren Zellen statt, aber diese Verkleinerung von Zellleib und Zellkern ist, wenn man einmal die Eigenschaften der Präspermiden studirt hat, ein unverkennbares Unterscheidungsmerkmal.

Ich bringe die wichtigsten Phasen des Theilungsganges auf Taf. LXIV zur Darstellung. Man erkennt, dass die Spirembildung der zweiten Theilung ganz dem von v. Ebner bei der Ratte gegebenen Bilde entspricht. Der eigenthümliche eckige Nucleolus der Spermiocyten ist auch hier wieder vorhanden. Bemerkenswerth sind die grossen Verschiedenheiten zwischen den Teleophasen der ersten Theilung und der Prophase der zweiten. Während sich die massiven, eckigen Chromosomen der ersten Theilung von den Knotenpunkten des Liningerüsts aus allmählich strahlig in das Gerüst vertheilen und auflösen, sammeln sich die der neuen Chromatinfäden in welligen feinen Fäden. Die Längsspaltung und Ringbildung ist sehr ähnlich derjenigen der ersten Theilung, ebenso die Längsstellung der Chromosomen an der Spindel in der Metaphase. Die zweite Spindel zeichnet sich bei *Perameles* gegen die erste durch die ausserordentliche

Derbheit der Hauptstrahlen aus, die der Bildung fast das Aussehen eines Krystalls verleiht. Dagegen finde ich hier nicht die von v. Lenhossék und v. Ebner übereinstimmend bei der Ratte festgestellte Eigenthümlichkeit, dass bei der zweiten Spindel die Pole in der Zellperipherie liegen. Bei *Perameles* liegen sie bei der zweiten Spindel ebenso tief im Zellleib, wie bei der ersten.

Die von v. Ebner bei der ersten Anaphase der Ratte gefundene Längsspaltung der Chromosomen, durch die die beiden Schleifenschenkel auseinander rücken, finde ich auch bei *Perameles* angedeutet. Doch meine ich, dass dieser Vorgang schon den Beginn der Auflösung der Chromosomenstructur kennzeichnet und keine besondere Bedeutung für den Theilungsakt besitzt. Ich bestätige aber, dass er bei der ersten Theilung deutlicher ausgeprägt ist als bei der zweiten. Die Teleophasen vollziehen sich bei beiden Theilungen fast identisch. Besonders tritt das nach v. Lenhossék schon bei der Ratte angedeutete Verhalten der Spindel bei *Perameles* ganz charakteristisch bei beiden Theilungen zu Tage, ein Herausrücken des Spindelrestes der Zelle in der Weise, dass er als Zellbrücke bestehen bleibt. Bei *Perameles* finde ich diesen Rest noch regelmässig, selbst wenn die Präspermiden- und Spermidenkerne zur Ruhe gekommen sind, so dass sie hier völlig als „Zellkoppeln“ auffallen. Bei beiden Theilungen zeigt sich an der Spindel das Zwischenkörperchen lebhaft färbbar, selbst noch an der Zellkoppel, so dass sich nicht die Angabe v. Ebner's als allgemeingiltig bestätigt, der bei der Ratte nur in der zweiten Theilung das Zwischenkörperchen fand. Die Reconstruction des Kerns erfolgt in der von Moore, Meves, v. Lenhossék beschriebenen Weise zunächst durch die vacuolenartige Ausbildung der Kernhöhle um die Chromosomen, der die Entstehung der Kernmembran folgt. Doch scheint mir, dass die von den genannten Autoren beschriebene und auch von mir oft gesehene einseitige Ausbildung der Kernhöhle vielleicht einigermaassen artificiell ist. Wenigstens konnte ich bei *Phalangista* und *Perameles* auch die auf der Tafel zur Darstellung gebrachte gleichmässige Auflockerung der Chromatinmasse durch den sich ansammelnden Kernsaft beobachten, so dass dann die Vertheilung der Chromosomen von vornherein gleichmässig in der Kernhöhle von Statten gehen würde. Ich möchte vermuthen, das dies das natürliche Verhältniss ist.

Das Schicksal der Centrosomen konnte ich an den Teleophasen ebensowenig wie Lenhossék verfolgen. Ich habe mich allerdings längst überzeugt, dass die vor längerer Zeit bei *Salamandra* von mir gegebene Darstellung, nach der sie mit den Spindelpolen an die einander zugewandten Seiten der Tochterzellen rücken, unzutreffend ist. Wahrscheinlich begeben sie sich in Uebereinstimmung mit Meves' Feststellungen auch bei den Beutlern gerade an die entgegengesetzte Seite. Ich konnte jedenfalls mit Sicherheit verfolgen, dass sie zu dieser Zeit nicht mehr an den Spindelpolen liegen.

Die aus den Reifungstheilungen hervorgehenden Spermiden haben bei den Marsupialiern ganz die bekannten, oft beschriebenen Eigenschaften, auf die wir im nächsten Abschnitt zurückkommen.

Die Spermiohistiogenese.

Die bereits mehrfach erwähnten Untersuchungen v. Korff's haben die wesentlichen Punkte dieses Processes für *Phalangista* in ausgezeichneter Weise klar gestellt. Es ist mir nichts zu thun übrig geblieben, als dieselben für *Phalangista* in einigen Einzelheiten zu ergänzen und die Giltigkeit der Ergebnisse auf *Perameles* und wahrscheinlich auch *Macropus* auszudehnen, dagegen an *Phascolarctos* zu zeigen, dass vielleicht auch in diesem engen Formenkreis schon wieder Abweichungen des Processes vorkommen.

Die von v. Korff gewählte Eintheilungsmethode ist schon oben erwähnt, und ihre Anwendbarkeit für einige Marsupialier dürfte wenigstens unbestreitbar sein, da die vier von dem genannten Autor gegebenen Perioden bei dreien der von mir untersuchten voll erkennbar sind. Meine Abweichungen beruhen nur darauf, dass ich mich auch an diesem Object bemühen möchte, unter Versparung der specifischen Erschei-

nungen auf die Einzelbeschreibung der Eintheilung die allgemeineren Gesichtspunkte zu Grunde zu legen, die uns gerade klar stellen, in welchen Punkten die specifischen Besonderheiten einsetzen.

Nach v. Korff ist die I. Periode vom Ende der letzten Reifungstheilung bis zur Anlagerung der Centralkörper an den Kern zu rechnen.

Die II. Periode: von der Anlagerung der Centralkörper an den Kern bis zur Wanderung des Centralkörperringes entlang dem Axenfaden. Sie zerfällt in zwei Unterabtheilungen:

1) Der Kopf formt sich zu einem eiförmigen, quer zum Axenfaden gestellten Körper aus.

2) Der Kopf nimmt eine definitive Form an.

III. Periode: Von der beginnenden Wanderung des Centralkörperringes bis zur Abschnürung der Zellsubstanz.

IV. Periode: Von der Abschnürung der Zellsubstanz bis zur völligen Reifung.

Meine Periode I ist identisch mit der v. Korff's.

Periode II v. Korff's würde 3 Perioden bei mir entsprechen:

Periode II. Von der Anlagerung der Centralkörper bis zur Gegenüberstellung mit dem Archiplasma.

Periode III. Die ersten Formveränderungen des Kerns bis zur beginnenden Verkleinerung — Periode der Chromatinanreicherung.

Periode IV. Die Metamorphose des Archiplasmas und die Chromatinverdichtung. Speziell für die eine Gruppe der Marsupialier, in der diese Periode einen ganz vorwiegenden Umfang einnimmt, würden die beiden Unterabtheilungen der II. Periode v. Korff's gerechtfertigt sein.

Periode V entspricht im Wesentlichen v. Korff's Periode III und wird von mir als Periode der definitiven Gestaltung der Centralkörperchen und des Chondriomitoms bezeichnet.

Periode VI ist die der Reifung.

Perioden I und II sind bei allen untersuchten Species der Marsupialier fast identisch und ebenso durchaus den Befunden bei anderen Säugern an die Seite zu stellen.

Meine Beobachtungen schliessen sich hier denen v. Korff's völlig an. Besonders bestätige ich seine Beobachtungen über die Lage- und Formveränderungen der Centralkörper mit dem Vorbehalt, dass ich bereits bei der Anlagerung an den Kern die Ringform des hinteren Centralkörpers und den Zusammenhang der Geissel mit dem vorderen mit aller Sicherheit zu erkennen meine. Ebenso vermisse ich den von Meves beim hinteren Centralkörper des Meerschweinchens gesehenen Stab, der mir bei anderen Säugern ebenfalls wohl bekannt ist. Für *Phalangista* habe ich v. Korff's Befund an den Spermiden- und ersten Spermioplastenstadien dahin zu ergänzen, dass ich hier bereits die Mitochondria in einer regellosen Vertheilung im Zellleib mit den geeigneten Methoden zeigen kann, während v. Korff sie erst in späteren Stadien und in unzureichender Menge zur Darstellung bringt.

Ein etwas näheres Eingehen erfordert das Verhalten des Archiplasmas (Idiozoma [Meves, v. Korff]). Ich kann bei *Phalangista*, sowie *Perameles* und *Macropus* die Darstellung v. Korff's durchaus bestätigen und weise nur auf die Unterschiede hin, die das Verhalten dieses Bestandtheils gegenüber dem anderer Säuger bei unserem Object bietet. Bei jenen betrifft nämlich die Vacuolisirung des an der neugebildeten Spermide fast soliden oder etwas wabig gebauten Körpers immer nur einen Theil, während ein grosser Theil solide bleibt und sich nach der Anlagerung der Vacuole an den Kern von dieser abschnürt und in den distalen Zelllappen rückt. Von letzterem Vorgang ist bei den Marsupialiern ebensowenig wie bei den Monotremen etwas zu sehen, vielmehr erfolgt die Vacuolisirung des ganzen Körpers, wobei höchstens anfänglich eine leichte Verdickung des einen Teiles der Membran des Bläschens erkennbar wird, aber auch bald verschwindet. Ebenso vermisste ich bei *Phalangista*, *Perameles* und *Macropus* die centrale Verdichtung

der Substanz im Innern der Vacuole, die bei vielen Säugern als kleines Korn, bei *Cavia, Sciurus* als grosse Kugel von concentrischem Bau erscheint. Diese Verdichtung ist aber wieder bei *Phascolarctos* vorhanden, wo sie den Ausgang für ein äusserst complicirtes Anhangsgebilde des Vorderpols bildet. Bei allen Marsupialiern erfährt die Archiplasmavacuole in den ersten Umwandlungsstadien eine beträchtlichere Vergrösserung als bei den meisten Säugern.

Das zweite Stadium beendigt eine zwar nur sehr kurze, aber höchst bedeutungsvolle Entwickelungsperiode, der ich darum auch bei der Eintheilung einen Platz einräume. Abweichend von den Monotremen sehen wir bei den Beutlern ebenso wie bei anderen Säugern, dass die Gegenüberstellung von Centralkörpern und Archiplasma nicht nur die innere Polarisirung des Spermioplasten kennzeichnet, sondern dass sie auch seine Orientirung im Epithel festlegt, indem sich nunmehr der vordere Pol der Peripherie, der hintere dem Lumen zuwendet. Im Gegensatz zu den Monotremen, wo diese Orientirung erst erheblich später erfolgt, betrachte ich bei den Marsupialiern die Orientirung als Symptom der frühzeitig vollzogenen Symphorese mit der Sertoli'schen Zelle.

Die dritte Periode ist bei den Marsupialiern ebenso wie bei den anderen Säugern nur von geringer morphologischer Bedeutung, da sie wenig merkliche Veränderungen hervorbringt; aber ihre Feststellung und besondere Kennzeichnung auch bei den Säugern ist zum Vergleich mit den niederen Formen, in denen sie eine hervorragende Rolle spielt, von grossem theoretischen Interesse. Und gerade der Vergleich zwischen Monotremen und Marsupialiern weist auf diese Erwägung hin. Bei jenen ist es die wahrscheinlich umfangreichste Periode, die die grösste Veränderung des Kerns hervorbringt, hier entschieden die unscheinbarste, und am wenigsten abgegrenzt. Gegenüber v. Korff möchte ich nur darauf Gewicht legen, dass sich die Phänomene, die ich dieser Periode zurechne, und die er durchaus zutreffend beschreibt, doch etwas mehr abgrenzen lassen, als es bei ihm geschieht. An Stelle eines wirklichen Kernwachsthums, welches bei *Salamandra* und eben bei den Monotremen diese Periode kennzeichnet, ist ja bei den Marsupialiern, ebenso wie bei den meisten Säugern (ausgenommen die Gattung *Mus*) die Veränderung lediglich in einer Anreicherung des Chromatins zu suchen. v. Korff beobachtet diese schon in der ersten Periode, wo er das Chromatin zu grösseren Ballen sich ansammeln lässt. Ich meine, dass ich an meinen Präparaten bis zur Polstellung der Nebengebilde am Kern wesentliche Veränderungen der Structur ausschliessen kann, und erst nachher eine Vermehrung des Chromatins deutlich wird. Auch hier zeigt die Chromatinvermehrung das besondere Merkmal, dass sie keine fädigen Anordnungen producirt, und vielmehr die noch bestehenden Fadenstructuren allmählich verdeckt. Eine vorwiegende Ansammlung des Chromatins in der Peripherie, wie ich sie bei anderen Säugern zu sehen glaubte, und auch heute noch nicht ganz aufgeben kann, vermag ich allerdings bei den Marsupialiern nicht wahrzunehmen.

Neben dieser Veränderung der inneren Structur der Kerne geht auch eine solche der äusseren Form einher. Diese verlängert sich deutlich, aber jedenfalls unter entsprechender Dickenabnahme, so dass es sich um keine Massenzunahme handeln dürfte. Hierbei nimmt der Kern bei einer deutlichen Abplattung des vorderen Kernpols eine Granaten- oder Kuppelgestalt an. Bei *Phascolarctos* ist die Verlängerung etwas erheblicher.

Gleichzeitig wird nunmehr auch eine Verlängerung des Zellleibs erkennbar; der Kern tritt mit der Archiplasmablase ganz an den vorderen Zellpol. Nach der Angabe der Autoren soll hierbei die Vacuole aus dem Zellleib heraustreten. Ich möchte dem widersprechen. Es handelt sich vielmehr offenbar um eine Verlöthung der feinen Zellmembran mit der Vacuolenwand. Der Spermioplast gewinnt durch die breite Gestalt der Vacuole bei den Marsupialiern nicht die bei anderen Säugern typische Birnenform, sondern eine unregelmässige Eiform. Bei *Phascolarctos* wird eine erhebliche Veränderung des Archiplasma bereits

erkennbar. Der dichtere Binnenkörper der Vacuole hat sich bereits im vorigen Stadium dem Kern angelegt und ragt meniscusartig hervor. Er zeigt nunmehr eine etwas schiefe zapfenförmige Verlängerung.

Endlich ist, wie ich übereinstimmend mit v. Korff finde, in diesem Stadium die erste Andeutung der Schwanzmanchette erkennbar. v. Korff zeichnet sie erst in einem späteren Stadium und giebt von dieser „ersten Andeutung" keine genauere Beschreibung. Ich sehe sie als eine einseitig oder beiderseitig vom seitlichen hinteren Kernrand ausgehende zarte bogenförmige Linie, die in manchen Fällen über dem hinteren Kernpol einen Spitz- oder Rundbogen beschreibt. Ich möchte aber gleich betonen, dass ich nicht in meinen alten Fehler zurückfallen will, aus dieser Bogengestalt auf eine geschlossene Kappe zu schliessen. Ich gewinne vielmehr aus der schwierigen, und offenbar nur bei bestimmter Orientirung der Zellen möglichen Sichtbarkeit des Gebildes den Eindruck, dass es sich zunächst um ein von der einen Kernseite grannenartig nach hinten hervorragendes Plättchen handelt.

Centralkörper und Geissel liegen unverändert am hinteren Kernpol. Ich möchte hier eine Frage berühren, über die meine Mit- und Vorarbeiter im Gebiete der Spermiogenese ziemlich leicht hinfort gehen, während sie mir andauernd die grössten Bedenken verursacht, nämlich das Verhältniss der Geissel zum Zellleib. Es wird im Allgemeinen so dargestellt, dass die Centralkörper bei der Anlagerung an den Kern in die Tiefe wandern und die Geissel mitnehmen. Dieselbe müsste danach den Zellleib mitten durchlaufen. Ich lege mir nun immer die Frage vor, wo und wie sie daraus hervortritt, da die Spermiden und Spermioplasten entschieden eine, wenn auch noch so zarte Zellmembran besitzen. Da, wo die Geissel die Zellmembran kreuzt, ist sicher nicht die Austrittsstelle, denn die Membran lässt hier nicht die geringste Unterbrechung erkennen. Dazu kommt, dass die Geissel, die man in späteren Stadien innerhalb jedes Spermioplasten mühelos ein Stück wenigstens verfolgen kann, in den ersten Stadien auch nach der Anlagerung an den Kern und der Orientirung der Spermioplasten keineswegs an vielen Zellen erkennbar ist. Nun hat v. Korff darauf hingewiesen, dass bei den Marsupialiern die Insertion der Centralkörper und der Geisselansatz stark seitlich am Kern liegt, und dass er das auch bei anderen Säugern gesehen hat. Bei v. Lenhossék ist das, wie v. Korff entgangen ist, bei der Ratte ebenfalls zutreffend abgebildet. Ich kann v. Korff's Ansicht durchaus bestätigen, dass es sich hier um ein gesetzmässiges Verhältniss der meisten Säuger handelt, und ich suche hierin die Lösung der erwähnten Schwierigkeiten. Ich halte es für wahrscheinlich, dass während der ersten Umwandlungsstadien die Geissel von diesem seitlichen Ansatz aus nicht axial die Zelle durchläuft, sondern unmittelbar neben der Insertion aus dem Zellleib austritt, um sich der Membran oberflächlich anzulagern. Die Bilder, in denen der axiale Verlauf der Geissel scheinbar demonstrirt werden kann, sind dann als en face-Ansichten dieses oberflächlichen Verlaufs zu deuten. Erst im weiteren Verlauf der Spermioplastenmetamorphose legt sich, wie wir sehen werden, einhergehend mit der Verkleinerung des Kerns, ein grösserer Zellmantel um den vorderen Geisselabschnitt, während ein anderer erheblicher Geisselabschnitt sogar im Niveau des Spermioplastenleibs extracellulär der Oberfläche aufliegt.

Ueber die vierte Periode der Metamorphose, die v. Korff's II. in der Hauptsache entspricht, bringt dieser Autor die eingehendsten Beobachtungen. Für die erste Hälfte der Kernmetamorphose stimmen dieselben mit meinen früheren Angaben von *Phalangista* überein. Es handelt sich hier um eine Verdichtung des Kerns unter erheblicher Grössenabnahme. Hieraus geht ein Ellipsoid hervor, welches am hinteren Pol eine dichtere Chromatinstructur zeigt als am vorderen Pol. Gleichzeitig markirt sich jetzt die Schwanzmanchette in voller Ausbildung; sie umgreift fast den ganzen Kern bis zum Ansatz der jetzt abgeplatteten Archiplasmavacuole, die nunmehr als Kopfkappe zu bezeichnen ist. v. Korff weist mit Recht auf die hierbei vorkommenden artificiellen Verunstaltungen hin, die sonderbare weitere Membranbildungen vortäuschen können, und von Fürst als solche beschrieben sind. Ich habe derartiges auch bei *Perameles*

gesehen, und auf mehreren Figuren zur Abbildung gebracht. Ob es sich nur um Abhebungen der Kernmembran oder um Faltungen der Schwanzmanchette handelt, will ich unentschieden lassen. Jedenfalls haben diese Bildungen keine Bedeutung für die Spermiohistogenese, da sie bald wieder verschwinden.

Bei *Perameles*, *Macropus*, *Phascolarctos* ist der Verlauf der gleiche, doch tritt bei *Perameles* constant eine etwas eckige Gestalt des Kerns in Erscheinung. Fürst bildet dergleichen bei *Metachirus* ab, und v. Korff hat recht, wenn er den Verdacht von artificiellen Schrumpfungen hiergegen geltend macht; auch ich hatte beim Anblick von Fürst's Zeichnungen durchaus diesen Eindruck. Immerhin möchte ich bis zur Nachprüfung desselben Objects eine gewisse Vorsicht walten lassen. Die Entwickelung der Spermienköpfe der Beutler wird von diesem Stadium an so bizarr, dass doch manche Ueberraschungen bei weiterer Verfolgung der Vorgänge zu erwarten wären. Bei *Perameles* wenigstens kann ich für die schon in diesem Stadium angedeuteten seitlichen Vorsprünge am Ansatz der Kopfkappe ihre Wesenheit behaupten, da sie zu bleibenden Formen des Spermienkopfs werden. Andererseits lassen die bei *Phascolarctos* jetzt einsetzenden wunderbaren Entwickelungen des Spitzenanhanges die Möglichkeit zu, dass unter Fürst's Figuren auch hierher Gehöriges mitgespielt hat, was ebenfalls einer weiteren Prüfung zu empfehlen ist.

Die Archiplasmavacuole plattet sich bei *Phalangista*, *Perameles*, *Macropus* zur Kopfkappe ab. Ganz abweichend ist das Verhalten bei *Phascolarctos*. Hier sehen wir den vorher beschriebenen Zapfen verlängert und longitudinal durch die Höhle vom vorderen Kernpol bis zum vorderen Rand der Vacuole ausgespannt. Er verschmilzt hier mit der Vacuolenwand und breitet sich an ihr als leicht napfförmig vertiefte Platte aus. Am hinteren Zellpol sind keine wesentlichen Veränderungen eingetreten. Doch erkenne ich jetzt stets in einer runden auf den ersten Blick vacuolenartigen Lücke der Zellstructur, die ich auch bei anderen Säugern sehe, das Loch, durch welches die Geissel aus dem Zellleib hervortritt, nahe oberhalb des Randes der Schwanzmanchette.

In der zweiten Hälfte dieser Periode tritt nun eine, wie es scheint, für die meisten Marsupialier charakteristische Veränderung auf, die Umbildung des Kerns zu einer quer zur Richtung des Axenfadens stehenden Platte.

Die bei diesem Vorgange auftretenden Bilder, die durch die verschiedenen auf den Kanälchen durchschnitten erscheinenden Front-, Seiten- und Flachansichten desselben Stadiums manche Schwierigkeit bereiten, sind im Wesentlichen bereits von Fürst gesehen worden. Ich hatte dieselben Bilder, die nachher auch v. Korff vorgelegen haben, auf eine Axendrehung des Kerns bezogen, der alsdann wie bei anderen Säugern eine seitliche Abflachung folgt. v. Korff dagegen beschreibt denselben Vorgang als eine senkrecht zur Längsaxe erfolgende Abflachung des Kerns, die einerseits ganz ohne Analogie bei den Säugern ist, und fasst die nun folgende Zuspitzung des einen und die Einkerbung des anderen Plattenpols als eine beliebige seitliche Asymmetrie auf, die allerdings den seitlichen Asymmetrien der Ratten- und Mäusespermien analog wäre. Ich glaubte dagegen die differente Entwickelung der beiden Seitenpole der Platte, die nunmehr einsetzt, auf die der Längsaxe des Kerns überall zukommende Ungleichheit zwischen vorderem und hinterem Pol zurückführen zu können. Ich kann nicht zugeben, dass, wie v. Korff meint, diese Auffassung durch die Lage der Centralkörper widerlegt wird, denn ich habe keineswegs behauptet, dass sich die Centralkörper mit drehen, sie bleiben vielmehr entschieden auf der Hinterspitze des Kerns liegen. Was aber für meine Deutung gegen v. Korff spricht, ist der Umstand, dass die Kopfkappe nicht, wie der letztere angiebt, der Vorderfläche der Platte gleichmässig aufliegt, sondern, wie man sich bei den Seitenansichten der Platte auch bei v. Korff überzeugen kann, stets mehr der einen Spitze der Platte angelagert ist. Meine Deutung scheint mir bei *Perameles* ganz unabweisbar, wo ich an der Platte auch die Lageveränderungen derselben seitlichen Vorsprünge, die schon in der Längsstellung des Kerns erkennbar waren, nunmehr in seitlicher

Stellung verfolgen kann, wohin sie nur durch die Axendrehung des Kerns gelangt sein können, ebenso, wie die an ihnen ansitzende Kopfkappe jetzt völlig seitlich liegt. Mein wichtigstes Argument ist schliesslich, dass sich bei der durch v. KORFF später festgestellten Streckung der Plattenlängsaxe die beiden Pole wirklich als Vorder- und Hinterpol des Kopfes kennzeichnen.

Einen einzigen, mir sehr ärgerlichen Irrthum, der meiner damaligen Beschreibung unterlaufen ist, und der dieselbe v. KORFF unverständlich gemacht hat, gebe ich aber unumwunden zu; derselbe beruhte darin, dass ich den gekerbten Plattenpol für den vorderen und den spitzeren Pol für den hinteren gehalten habe, während das Verhältniss gerade umgekehrt ist, und — wie überall, die Kerbe auf dem hinteren liegt. In Consequenz dieses Irrthums habe ich dann die spätere Vorderstellung des spitzen Pols als einen weiteren Fortschritt der gleichsinnigen Drehung angesehen. Vielmehr kommt das letztere Bild durch eine im weiteren Verlauf der Metamorphose auftretende, übrigens vorübergehende Zurückstreckung der Kern- resp. Kopfaxe zu Stande.

Ich habe also meine damalige Schilderung für *Phalangista*, *Perameles* und vermuthlich auch *Macropus*, *Phascogale*, *Didelphys* dahin zu berichtigen, dass nach dem ellipsoiden Stadium unter Fixirung des Insertionspunktes der Centralkörper eine Halbdrehung des Kerns um seine Queraxe erfolgt, der sich eine ursprünglich seitliche, im Sinne der neuen Stellung quere Abplattung anschliesst. Das Verhalten des Centrosomenansatzes während der Drehung erklärt ohne weiteres mechanisch, dass von dem Insertionspunkt aus nunmehr eine Rinne gegen den hinteren Kernpol verlaufen muss, von deren centraler resp. hinterer Spitze die Centrosomen entspringen. Bei der Abplattung des Kerns wandelt sich dann die Rinne in den charakteristischen Kerb der Beutlerspermien um. Dieser Vorgang erklärt ferner ohne weiteres die typische Lagerung der Kopfkappe am entgegengesetzten Plattenpol, dem ursprünglichen und definitiven Vorderpol der Spermie.

Diese Phänomene erläutern Fig. 6 F_4 bei *Perameles*, wo bei * drei verschiedene Ansichten desselben Stadiums gegeben sind.

Bei *Perameles* ist in diesem Stadium eine sonderbare Bildung am vorderen Zellpol zu bemerken, die mir nicht völlig klar geworden ist. Man erkennt hier nämlich, dass an der äusseren, der Peripherie zugewandten Seite der Kopfkappe eine zapfenartige Verdickung hervortritt, die sich bald in zwei Spitzen theilt. Diese beiden Spitzen scheinen mir die Seitenansichten einer kleinen röhrenförmigen Aushöhlung des Zapfens zu sein. Das Merkwürdige dieser Bildung besteht darin, dass es sich hier sicher nicht um ein Analogon des Spitzenknopfs oder Perforatoriums handelt, da sie nicht dazu bestimmt ist, mit dem Kopf zu verschmelzen, sondern nachher mit der Kopfkappe verloren geht. Ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass hier die Verbindung des Spermioplasten mit der SERTOLI'schen Zelle eine derartige Differenzirung erfährt.

Am hinteren Pol zeigt die Schwanzmanchette jetzt nur wenig veränderte Verhältnisse. Sie bleibt bei diesen Species, wie auch v. KORFF betont und darstellt, äusserst kurz. Sie hat aber eine auffallend derbe Beschaffenheit und starke Färbbarkeit.

Ganz anders verlaufen die weiteren Umbildungen bei *Phascolarctos*, die ich zur Darstellung bringe, obgleich ich, wie schon gesagt, über ihre Bedeutung kein sicheres Urtheil fällen will. Ich habe nämlich bei dieser Species keine zuverlässigen Bilder reifer Spermien erhalten, und damit ist das Verständniss der letzten Metamorphosen sehr erschwert, da kein Anhalt dafür besteht, was hier etwa auf degenerative, atypische Formen, was auf normale Entwickelung fällt. Unter der Voraussetzung, dass diese Transformationen normal sind, würde sich herausstellen, dass sich hier der Kopf vom ellipsoiden Stadium spiessförmig verschmälert, und etwas schraubig dreht. Hierbei wandelt sich das Archiplasma in einen starren länglichen, von einer tiefen Längsrinne ausgehöhlten Körper um, der dem Kopf seitlich aufsitzt, so dass bei der Drehung des Kopfes ein mit starren flügelartigen Seitenfortsätzen versehenes Gebilde entsteht, welches eine entfernte

Aehnlichkeit mit einer Schiffsschraube erkennen lässt. Ich möchte aber nochmals hinter diese Beschreibung ein oder zwei Fragezeichen setzen, durch die ich zur Nachprüfung dieser Frage einlade.

Im Zellleib bei *Phalangista* ist während dieses Stadiums bereits eine beträchtliche Vermehrung der Mitochondria erkennbar, die noch vorwiegend im hintern Zelllappen liegen.

Die fünfte Periode bringt die definitiven Differenzirungen der Mittel- und Verbindungsstücksgegend. Dieselben schliessen sich durchaus dem gewöhnlichen Säugertypus an. In den wesentlichen Punkten kann ich v. Korff's Beschreibung bei *Phalangista* voll bestätigen, sowie diese mit meinen früheren Beobachtungen bei anderen Säugern übereinstimmt. Zunächst entfernt sich der Ringtheil des Centralkörperpaars von dem hinteren Kopfpol und gleitet an dem Axenfaden nach hinten. Es bleibt am Geisselansatz ein länglicher Doppelkörper zurück. Die Deutung ist bei v. Korff abweichend von der meinigen, wie schon oben auseinander gesetzt wurde. Ich glaube in dem Ring das hintere Centralkörperchen in derselben Gestalt wieder zu erkennen, die es seit seiner Anlagerung an den Kern besessen hat, und halte in Folge dessen das als Geisselansatz zurückgebliebene Gebilde ganz für einen Abkömmling des vorderen Centralkörpers. Seine Gestalt ist bei *Phalangista* ausserordentlich schwer erkennbar. Besser bei *Perameles*, wo es als derber etwas gegliederter Zapfen in dem Ausschnitt des Spermienkopfes liegt. Der Ring rückt jedenfalls weit über die hintere Grenze der Schwanzmanchette hinaus, vermuthlich bis an den erwähnten Zellporus, der den Geisselaustritt kennzeichnet. Gleichzeitig vollzieht sich, wie bei *Phalangista* festzustellen war, die Lagerung der Mitochondria um diesen, zwischen Kern und Ring gelegenen Abschnitt, und ihre Umbildung zu der spiraligen Verbindungsstückhülle.

Hinsichtlich des letzteren Vorgangs möchte ich meinen früheren Beschreibungen, bei denen ich mein *Phalangista*-Material mit verwandte, noch einige Ergänzungen und Correcturen hinzufügen. Ich hatte Gewicht darauf gelegt, dass die Körneranlagerung bei den Säugern ausserhalb der Schwanzmanchette erfolgt, und diese mit in das Verbindungsstück als innerste Schicht hineingezogen wird. Meves hat dagegen das vorgängige Schwinden der Schwanzmanchette betont. Ich darf nach nochmaliger genauer Prüfung des *Phalangista*-Materials gern das Zugeständniss machen, dass hier eine Schwanzmanchette n i c h t in Betracht kommt, da sie gar nicht das Hauptgebiet der Verbindungsstückbildung erreicht. Ihr weiteres Schicksal konnte ich nicht erkennen. Es ist danach zuzugeben, dass sie ohne Betheiligung beim Spermienaufbau zu Grunde gehen kann.

Was nun die Mitochondriaauflagerungen selbst betrifft, so möchte ich daran erinnern, dass nach meiner unzweideutig ausgesprochenen Anschauung von diesen Gebilden dieselben innerhalb von Cytoplasmafäden liegen. Es ist danach selbstverständlich, dass ich nie behaupten wollte, dass der chondriogene Verbindungsstückmantel ohne Betheiligung des Cytoplasmas entsteht. Gerade auch an dem Beutlermaterial habe ich sehr wohl gesehen, dass das Substrat der Mantelbildung aus Cytoplasma besteht und die Hülle durch die gemeinsame Thätigkeit des Cytoplasmas und der Körner zur Ausbildung gelangt. Auch wenn die Mitochondria nicht gefärbt und nicht conservirt sind, kann man den spiraligen Bau des Verbindungsstückes wahrnehmen. Der Faden ist dann viel feiner und lockerer gewunden als bei Darstellung der Körner, durch die das massige, solide Bild des Verbindungsstückes, welches der lebenden Spermie entspricht, zu Stande kommt. Der Vorgang wird also vermuthlich der sein, dass das Cytoplasmasubstrat bereits spiralig gebaut ist, während die Körner sich um den Axenfaden häufen und dann erst durch die Einlagerung und Verschmelzung der Körner innerhalb der Cytoplasmaspirale die chondriogene Spirale zur Ausbildung gelangt.

Eine ganz ausserordentliche Entwickelung zeigt bei den Beutlern, wie auch v. Korff berichtet, die Mantelbildung der Geissel ausserhalb des Verbindungsstückes im Hauptstück bis ins Endstück. Die Frage

nach seiner Herkunft, die auch v. KORFF erörtert, scheint mir bei den Marsupialiern ganz eindeutig lösbar. Es ist bei diesen Objecten mit aller Sicherheit festzustellen, dass die Mantelbildung weit hinaus in einem Gebiet der Geissel erfolgt, wo nie Zellsubstanz hingelangt. Wenn nämlich bei anderen Objecten die Mantelbildung der Geissel erst in Stadien sichtbar wird, wo die Darstellung des Spermioplastenleibes unsicher wird, so setzt bei den Marsupialiern die Mantelbildung des Hauptstückes schon in viel früheren Stadien ein, wo diese Schwierigkeit nicht besteht. Sie ist nämlich während der vierten Periode bereits unverkennbar, wo hinter der von mir als Geisselporus betrachteten Stelle, bis zu welcher der Axenfaden als einfache scharfe Linie verläuft, eine deutliche dreifache Linie erscheint, deren mittlere dem feinen Axenfaden entspricht, während die beiden seitlichen die Mantelgrenze bezeichnen. Im fünften Stadium kann man in dem Mantel eine feine Querstreifung wahrnehmen, die an der reifen Spermie ganz auffällig ist.

Wenn wir nun einerseits sicher feststellen können, dass der Zellleib nicht auf die Geissel vorrückt und etwa dort in den Mantel umgeformt wird, so wird uns andererseits die Vorstellung, dass der Geisselfaden seine Hüllen selbst secernirt, wohl ebenso unsympathisch sein, weil kaum anzunehmen ist, dass in dem Geisselfaden ein hinreichend lebhafter Stoffwechsel für diese Thätigkeit bestehen kann. Die Untersuchung der Beutlergeisseln kann aber nicht zweifelhaft lassen, dass die Geissel während der Spermioplastenmetamorphose ein sehr lebhaftes Wachsthum erfährt, und dieses Wachsthum kann nicht anders stattfinden, als dass vom Zellleib her neue Substanz vorgeschoben wird, also die primitive Geisselsubstanz nach dem hinteren Ende rückt. Wir werden danach annehmen dürfen, dass das nahezu freie Geisselendstück der primären Centralgeissel entspricht, dass dagegen in späteren Stadien das vorwachsende Material von der Zelle aus bereits mit einem Mantel versehen vorgeschoben wird. In diesem Falle stellt der Mantel des Hauptstückes eine am Geisselporus vor sich gehende cuticuläre Ausscheidung der Zelle dar.

Uebrigens macht auch der Kopf in dieser Phase noch einige Veränderungen durch, von denen wenigstens eine bei *Perameles* auftretende sicher ein wirklicher Entwickelungsvorgang ist. Ganz zweifellos dehnt sich die Einkerbung des Hinterpols bei dieser Species im vorliegenden Stadium noch etwas weiter gegen den vorderen Kopfabschnitt aus, so dass sich die beiden Seitenschenkel noch verlängern. Der Kopf erhält hierdurch das äusserst zierliche Bild einer Pfeilspitze. Bei *Phalangista* wird ein ähnlicher Vorgang von v. KORFF in Abrede gestellt, doch will mir auch scheinen, als ob die Seitenschenkel sich auch hier noch etwas verlängern und zuspitzen. Wahrscheinlich findet sich der Vorgang aber, nach der von FÜRST abgebildeten definitiven Form zu urtheilen, auch bei *Phascogale* sehr intensiv ausgeprägt. Weniger wieder bei *Metachirus*.

Dagegen halte ich die von v. KORFF beschriebene und auch mir wohlbekannte nunmehrige Axendrehung des Kopfes für keinen wesentlichen Entwickelungsvorgang. Ich hatte, wie schon erwähnt, auch schon früher wohl bemerkt, dass sich der Kopf später wieder mit seiner Längsaxe in die Richtung der Geissel stellt und hatte das für ein Fortschreiten der von mir angegebenen ersten Axendrehung gehalten, durch welches der genetische Vorderpol der Spermie nach hinten verlagert wird, so dass wie bei *Bombinator* der genetische Hinterpol des Kopfes zum functionellen Vorderpol wird. Da diese Auffassung sicherlich unzutreffend ist, müsste ich annehmen, dass der Kopf die früher gemachte Axendrehung wieder zurück machte. Aus anderen Gründen ist mir aber noch wahrscheinlicher, dass diese Rückdrehung überhaupt nicht thatsächlich erfolgt, sondern dass die scheinbare Längsrichtung der Köpfe dieses Stadiums nur eine mechanische Folge des gegenseitigen Druckes ist, den sie bei der jetzt etwas dichteren Lagerung auf einander ausüben und der durch den seitlichen Druck der umlagernden Spermiden auf die ganzen Spermioplasten ausgeübt wird. Wenigstens tritt, wie auch v. KORFF berichtet, im nächsten Stadium, bei der Reifung, wieder die Querstellung des Kopfes zu Tage; es ist doch schwer vorstellbar, dass diese Drehungen immer

als Entwickelungsvorgänge erfolgen sollten und viel wahrscheinlicher, dass bei Aufhebung der mechanischen Ursache die typische Querstellung wieder von selbst deutlich wird.

Die letzte Periode bringt die Reifung der Spermien durch Schwund des Spermioplastenleibes und durch eine letzte Hüllenbildung. Was den ersteren Punkt betrifft, so habe ich meine Ansicht schon bei den Monotremen auseinandergesetzt. Bei den Beutlern sehe ich ebenfalls die Bilder, die von den Voruntersuchern auf Abstossung von Zelllappen bezogen werden, nämlich protoplasmatische Massen mit groben, stark tingiblen Körnern. Aber ich muss betonen, dass ich, solange diese Massen sichtbar sind, auch Andeutung der Zellmembran um sie erkenne, und dass ich nie neben reifen Spermien freien Zelldetritus finde, solange ich ausschliessen kann, dass nicht artificielle oder atypische Entwickelungen vorliegen. Da wir in jedem Hoden auch ganze Spermiocyten und Spermiden in den Kanälchenlumen und sogar im Nebenhoden finden, könnten natürlich auch gelegentlich Spermioplastenlappen der Reifungsperiode mit ausgestossen werden. Ich leugne aber, dass bei irgend einem Säuger diese freien Massen einen typischen Befund der Spermienreifung bilden. Vielmehr sehe ich alle Stadien der Reduction des Zellleibes in der Weise, dass der färbbare Inhalt, der vielleicht einen dotterartigen Nährbrei der Spermien noch während ihrer Reifung bildet, schnell schwindet und die Membran sich anlegt, um die letzten Hüllen zum Verbindungsstück und Kopf zu liefern. Der letzte Rest der Membran reicht bis an die Grenze des Verbindungsstückes, wo der centrosomale Ring als JENSEN'sche Endscheibe sichtbar ist.

Die reifen Spermien der Beutler sind durch SELENKA, FÜRST, v. KORFF bekannt.

Wir sehen, dass sie trotz ihrer bizarren Formen durch die genetische Analyse als echte Säugerspermien gekennzeichnet sind, in allen ihren Theilen und der Anordnung dieser Theile durchaus diesem Typus folgen, ihn ins Groteske übertreibend. Nur einen Punkt muss ich noch abweichend von v. KORFF erwähnen: die Stellung des reifen Spermienkopfes zur Geissel. Ich kann an meinem Material, wo ich reichlich bei den verschiedenen Species ausser *Phascolarctos* isolirte Spermien aus den Nebenhoden untersuchte und von *Phalangista* auch das lebende Sperma beobachtete, nur versichern, dass immer eine erhebliche Knickung der Axen zwischen Kopf und Geissel besteht, so dass sich, wie ich mich deutlich zu erinnern glaube, bei *Phalangista* ein Vorwärtsschieben der reifen Spermien mit der flachen Kopfseite nach vorn vollzieht. Bei *Perameles* ist an dem gehärteten Material regelmässig eine starke Krümmung des Verbindungsstückes sichtbar, so dass der vorderste Theil der Spermien in Seitenansicht eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Geierkopf erhält. Es wäre zu untersuchen, ob diese Krümmung artificiell ist, oder den Bewegungsmodus der Spermie bestimmt.

Die Spermiogenese der Marsupialier schliesst nicht so wichtige biologische Fragen ein wie die der Monotremen. Ich hoffe aber gezeigt zu haben, dass sie mancherlei Anregendes bietet, und noch manche interessante Frage einer weiteren Verfolgung harrt.

Ueber

die Haarscheiben der Monotremen.

Von

Dr. Felix Pinkus.

Mit Tafel LXVI und 15 Figuren im Text.

Die Haut der Monotremen ist in diesen Abhandlungen bereits von Römer in der genauesten Weise und unter den weitesten phylogenetischen Gesichtspunkten beschrieben worden. Die Möglichkeit, auf dieses wohlbearbeitete Gebiet nochmals einzugehen, wurde mir dadurch geboten, dass ich für eines der von Römer beschriebenen Hautgebilde eine grosse Reihe von Vergleichsobjecten gefunden habe, welche eine abweichende Deutung nothwendig machten und eine erneute Beschreibung erforderlich scheinen liessen.

Neben den übrigen wohlbekannten Hautelementen und den Haaren und drüsigen Anhängen hat Römer ein besonderes Gewicht auf eigenthümliche Gebilde gelegt, die sich bei *Echidna* vom Stadium 52 an hinter den Stacheln zeigen. Römer hat sie nur von Stadium 52—54 beschrieben und die erwachsene *Echidna* nicht mit in Betracht gezogen. Es handelt sich um kleine, rundliche, knopfartige Hauthervorragungen, die Römer an den Seitenflächen der jungen Thiere in der Mehrzahl, an Bauch und Rücken fast immer einzeln in dem spitzen Winkel, der von freiem Stachelende und Hautoberfläche gebildet wird, fand. Er belegt sie mit dem Namen „Tuberkel" und deutet sie als Reste der Papillen, deren Bildung nach Goette der Entstehung der Haare voraufgehen soll, resp. als „die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides".

Durchforschen wir die Literatur über die Haut der Monotremen, so finden wir, dass auch bei *Ornithorhynchus* ähnliche Bildungen bereits bekannt waren. Maurer beschreibt an der durch Maceration enthaarten Haut dieses Thieres in weiten Abständen stehende Hauthervorragungen, kleinen Knöpfchen ähnlich, und deutet sie als die hervorragenden Follikel besonders grosser Haare. Mikroskopische Befunde dieser Bildungen theilt er nicht mit. Dies ist um so mehr zu bedauern, als, wie ich in einer früheren Arbeit gezeigt habe, die histologischen Verhältnisse bei *Ornithorhynchus*, und namentlich die Innervation dieser Knöpfchen, viel klarer erkenntlich sind als bei *Echidna*.

Der Fund der Tuberkel besitzt eine grosse Wichtigkeit. Handelt es sich doch hierbei um die erste Beschreibung eines noch ganz unbekannt gewesenen neuen Hautelementes, für welches zunächst alle Vergleichsmomente fehlten. Indessen handelt es sich, wie meine eigenen Untersuchungen lehren, bei weitem nicht um eine allein stehende, etwa den Monotremen allein verbliebene oder allein bei ihnen zur Ausbildung gekommene Eigenthümlichkeit. Die Tuberkel Römer's sind vielmehr Gebilde, welche eine ausserordentlich weite Verbreitung in der Thierreihe besitzen, und auch ihre Bedeutung ist durch die genauere Erforschung ihres feineren Baues — wenigstens in morphologischem Sinne — mit Sicherheit feststellbar.

Für mich hatte die Beschreibung der Tuberkel eine ganz ausnahmsweise grosse Bedeutung. Es war mir gelungen, an der menschlichen Haut eine Formation aufzufinden, welche durch ihren histologischen Bau und ihre Topographie sich als ein zum Haarapparat in Beziehung stehendes nervöses Organ charakterisirte, und die nirgends ein Analogon unter allen Beschreibungen von Hautelementen zu besitzen schien als gerade in diesen Tuberkeln der *Echidna*. Der Gedanke, diese beiden Organe für gleichbedeutend zu halten, verstärkte sich, als es mir vergönnt war, eine grosse Anzahl erwachsener Thiere aus der Ausbeute Semon's und eine Reihe seiner älteren Entwickelungsstadien, welche sich beide in der Bearbeitung

von Prof. Keibel in Freiburg i. B. befanden, äusserlich zu untersuchen. Schon bei der äusseren Betrachtung fiel eine grosse Aehnlichkeit im Aussehen und in der Lagerung zum Haar zwischen den massenhaft am Körper der *Echidna* vorhandenen knopfartigen Gebilden und den von mir beschriebenen Haarscheiben des Menschen auf. Nach histologischer Untersuchung eines der Freiburger Anatomie gehörenden erwachsenen Exemplares von *Echidna* konnte ich nicht mehr zweifeln, dass es sich hier um dieselben Gebilde handle. Die Hautknöpfe der erwachsenen *Echidna* waren aber ganz dieselben Bildungen, welche Römer am *Echidna*-Jungen als Tuberkel beschrieben hatte.

Weiter fortgesetzte vergleichend-anatomische Untersuchungen ergaben, dass eine grosse Reihe von Säugethieren ganz dieselben Organe besassen, und ich gelangte in meiner kürzlich im Archiv für mikroskopische Anatomie erschienenen Arbeit zu dem Schluss, dass es sich um ein weitverbreitetes Hautnervenendorgan von immer gleichartigem Bau handle, das ich wegen seiner Gestalt und seiner constanten topographischen Beziehung zum Haar mit dem Namen Haarscheibe zu belegen vorschlug. Ich gelangte demnach durch diese Untersuchungen zu einer ganz anderen Deutung der Tuberkel, als sie Römer gegeben hatte. Damit ergab sich die Nothwendigkeit, diesen Punkt der Hautanatomie der Monotremen nochmals genauer ins Auge zu fassen.

Zur Untersuchung standen mir eine Mammartasche der erwachsenen *Echidna* und Hautstücke von Jungen aus den Stadien 52, 53, 54 zur Verfügung. Von *Ornithorhynchus* untersuchte ich Schnittserien, die Römer hergestellt hatte, und Haut von der Gegend des Schnabels, sowie die bereits in meiner früheren Arbeit genannten Hautstücke des Freiburger *Ornithorhynchus*. In jener Arbeit habe ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen nur so kurz gestreift, wie es die Besprechung der theoretischen Ausführungen unabweisbar nothwendig machte, um die ausführliche Beschreibung für diese hier vorliegende Arbeit aufzusparen. Sie beschäftigt sich allein mit den Haarscheiben der Monotremen. Ausser ihrer Beschreibung und derjenigen ihrer Beziehung zur Umgebung werden nur einige kleine Punkte, welche in Römer's Abhandlung noch nicht enthalten sind, mitvorgeführt werden.

Ehe ich an die Mittheilung der thatsächlichen Befunde herantrete, muss ich kurz einen Ueberblick über die bisherigen Untersuchungen der Haarscheiben geben.

Die Haarscheibe stellt eine flach gewölbte Erhebung eigenthümlich modificirten Epithels dar, unter welcher eine grosse Cutispapille liegt. In die Cutispapille dringt ein starkes Nervenbündel von unten her hinein, das sich, vielfach verzweigt, bis an das Epithel heranbegiebt und dort sich mit einer Unmenge von Tastmenisken, die den Epithelzellen anliegen, verbindet. Andere Fasern enden im Bindegewebe und an den Gefässen. Mit dem Nerven zugleich tritt ein grosses Gefäss hinein und vertheilt sich mit vielfachen Schlingen in allen secundären Ausbuchtungen, Taschen und Nischen der grossen Papille.

Diese Beschreibung ist von der menschlichen Haarscheibe hergenommen, von der uns ja am eigenen Körper jederzeit bequem frisches Untersuchungsmaterial zur Verfügung steht. Aber nicht nur die histologischen Verhältnisse, sondern auch die Topographie scheint am übersichtlichsten beim Menschen zu sein, da seine schwache Behaarung die Erkennung der Haarscheibe schon am lebenden Körper mit blossem Auge ermöglicht.

Der Nerv, welcher die Haarscheibe versorgt, zweigt sich von dem Bündel ab, das zur äusseren Wurzelscheide zieht, und kennzeichnet dadurch die Zusammengehörigkeit der Haarscheibe und des nächstliegenden Haares. Dieses Haar liegt der Haarscheibe ohne jede Ausnahme derartig an, dass der freie, aus dem Follikeltrichter über die Hautoberfläche schräg hervortretende Schaft sich über die Haarscheibe legt:

sie liegt in dem vom Haarschaft und der Hautoberfläche gebildeten spitzen Winkel. Diese Anordnung ist beim Menschen, dessen Haargruppen weit auseinanderstehen, mit Leichtigkeit zu erkennen. Zu jeder Haargruppe tritt eine Haarscheibe in die geschilderte Beziehung, zuweilen vielleicht auch einmal zwei dicht neben einander liegende.

In ganz derselben Weise habe ich die Haarscheibe bei einigen Affen, *Inuus Rhesus* und *Cynocephalus sphinx*, durch die mikroskopische Untersuchung und durch Plattenreconstruction festzustellen vermocht. Am Schwanz der Katze habe ich sie in Anlehnung an die starken Stammhaare gefunden, und ausserdem habe ich Haarscheiben noch nachweisen können beim Maulwurf, beim Igel, bei der Feldmaus und beim Eichhörnchen.

Die Gesammtheit aller Bildungen, welche zu einer Haargruppe, d. h. zu dem Complex der um ein Stammhaar secundär entstandenen Follikel, gehören, habe ich mit dem Namen Haarbezirk belegt. Der Haarbezirk besteht

1) aus der Haargruppe mit ihren Talgdrüsen und Muskeln,

2) der Knäuel-(Schweiss-)Drüse,

3) der Haarscheibe,

4) den Nerven und Blutgefässen und den übrigen im Bindegewebe verlaufenden Nebenapparaten dieser Bildungen,

5) der umgebenden Haut bis zum Anstoss an einen benachbarten Haarbezirk, wovon ein Theil, der Haarscheibe gegenüberliegend, eine Schuppe oder deren Rudiment (Mensch) darstellen kann.

Die topographische Vertheilung dieser Anhänge um das Stammhaar herum ist, schematisch betrachtet, durch das ganze Säugethierreich hindurch die gleiche. Das Centrum wird vom Stammhaar gebildet, neben dem, oder um welches herum, die Nebenhaare (Beihaare) angeordnet sind. Hinter dem Haar, d. h. auf der Seite des spitzen Winkels zwischen freiem Haarschaft und Hautoberfläche, mündet die Knäueldrüse aus; hinter ihrer Ausmündung liegt die Haarscheibe. Noch weiter hinten setzt sich der vom Follikelgrunde her schräg emporsteigende M. arrector pili an die Unterfläche der Epidermis an. Vor dem Haar liegt das Schuppenrudiment, welches die Einpflanzung der einzelnen Haare einer Haargruppe in einer queren Linie hervorbringt, die sogenannte Schuppenstellung der Haare. Diese Elemente sind nicht alle gleichmässig in jedem Falle vorhanden, die Haarscheibe, die Schuppe, die Knäueldrüse kann fehlen, letztere kann, wie beim Menschen, verlagert sein. In voller Ausbildung wird der Haarbezirk aber oft im concreten Fall (z. B. in der Haut von Affen) genau so angetroffen, wie das angeführte Schema es darstellte. Für unsere weiteren Betrachtungen empfiehlt es sich, die Linie, welche den Haarbezirk in eine rechte und eine linke Hälfte theilt, als Mittellinie des Haarbezirks, die durch sie senkrecht zur Hautoberfläche construirte Ebene als Mittelebene des Haarbezirks zu bezeichnen.

Nach Römer's Beschreibung p. 217 ff. sind die Tuberkel über den ganzen Körper der *Echidna*-Jungen vertheilt. Sie stehen meist einzeln oder zu zweien, seltener in grösserer Zahl, hinter den Stacheln. Einzeln herausgeschnittene und vorher gezeichnete Tuberkel konnten in der Schnittserie leicht wiedergefunden werden und stellten sich als Erhebungen einer unveränderten Epidermis dar, unter welcher eine grosse, hohe Papille von ausserordentlich kernreicher Cutis liegt.

Diese Gebilde sind im Stadium 53 und 54 ausserordentlich leicht zu erkennen, indessen habe ich sie nie in so grosser Deutlichkeit gesehen, wie Römer sie als scharf gerundete kugelige Knöpfe darstellt. Die herausgeschnittenen, vorher mit ihrer Umgebung (Falten und Follikelmündungen) gezeichneten Knöpfe ergaben im Schnitt dieselben Structuren, welche Römer in seiner leicht schematischen Abbildung darstellt. Es gelang mir aber immer nur ein einziges derartiges Gebilde neben jedem Stachel mikroskopisch zu

erweisen, während die übrigen knopfartigen Bildungen einfacheren Faltungen und Papillenbildungen zu entsprechen schienen.

Das deutlichste Bild, welches ich bei starker Lupenbetrachtung erhielt, habe ich versucht, in Textfig. 6 darzustellen. Es stammt von Stadium 53; an der von mir untersuchten Hautstelle sieht man sehr deutlich die Stacheln schon hervorschauen. Ihre Austrittsstelle ist in einer gewissen Entfernung von einem Wall umgeben, der aus mehreren kreisrunden, flach-knopfartigen Theilen besteht. Diese Knöpfe stehen nahe an einander und bilden einen einheitlichen gelappten Kranz um den Stachel, der in der Mitte einer flachen Vertiefung hervorkommt. Diese wallartigen Kränze sind in grosser Zahl an den Stadien 53 und 54 zu sehen. Ich bin nicht ganz sicher, ob all diese Knöpfe RÖMER's Tuberkeln entsprechen. Sie erscheinen mir viel verwaschener, flacher, weniger scharf ausgeprägt, als RÖMER die Tuberkel beschreibt und zeichnet. Mikroskopisch entsprechen sie gleichfalls nicht dem von RÖMER beschriebenen Bau, sondern stellen einfache, flachhügelige Epithelerhebungen dar, in denen nichts von den eigenartigen Zellansammlungen der Cutis und kein verändertes Epithel vorhanden ist. Oft ist aber ein einziger dieser Knöpfe stärker ausgeprägt, runder, erhabener, und von diesem ist es dann, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, ganz sicher, dass wir es mit einem typischen Tuberkel zu thun haben. Sehr oft liegt dieser Tuberkel aber gar nicht in dem Kranz der geschilderten flachen Knöpfchen, sondern ein ganzes Stück weiter vom Stachel entfernt. Viel einfacher liegen nach meinen Befunden die Verhältnisse noch im Stadium 52, in welchem ich fast nur jene grossen, den Tuberkeln auch mikroskopisch gleichenden Cutispapillen finden konnte, so dass hier gar kein Zweifel über die Identität von RÖMER's und meinen Befunden vorhanden ist.

In allen 3 Stadien und ebenso beim erwachsenen Thier gleicht der Bau dieser Tuberkel so sehr dem Bau der Haarscheiben der übrigen Säugethiere und des Menschen, ist ihre Lagerung so sicher in der Mittellinie des Stachelbezirks oder des Haarbezirks angeordnet, dass kein Grund gegen die gleiche Bedeutung von Tuberkel und Haarscheibe angeführt werden kann. Ich werde daher von jetzt an anstatt mit dem Worte Tuberkel stets diese Gebilde mit dem Namen Haarscheiben bezeichnen.

Die zur genaueren Untersuchung mir von Herrn Prof. SEMON zur Verfügung gestellten Hautstücke der genannten 3 Stadien stammen, wie die Unterschiede in der Haarentwickelung zeigen, von verschiedenen Körpergegenden. Die speciellen Verhältnisse der Haarscheiben und ihre topographischen Beziehungen zum Haar sind aber überall die gleichen. Ganz besonders schön waren die Haarscheiben an der mir von Herrn Prof. FÜRBRINGER übermittelten Mammartasche der erwachsenen *Echidna* zu sehen.

Am ausgewachsenen Thier findet man unglaubliche Mengen dieser Haarscheiben. Zwar bei weitem nicht an allen Haargruppen, aber doch an einer sehr bedeutenden Zahl von ihnen sieht man sie. Sie besitzen eine sehr gleichmässige Grösse, sind fast 1 mm lang und breit und ragen als ganz scharf umschriebene Knöpfe, zum Theil sogar mit etwas eingeschnürtem Hals, über die Umgebung hervor. Ihre Entfernung vom Haar beträgt bis zu 2 mm. Sie liegen hinter den Haargruppen, hinter den kleinen und hinter den grossen Stacheln. Je mehr Raum der Stachel einnimmt, desto näher rückt er an die Haarscheibe heran. Durch die Unmöglichkeit, die grossen Stacheln zugleich mit ihrer Umgebung in Schnitte zu zerlegen, wird die Untersuchung an ihnen sehr erschwert. Leicht ist sie aber an den kleinen Stacheln und an den Haargruppen. An den Jungen lässt sich auch das Verhältniss zu den grossen Stacheln mit Leichtigkeit an Längs-, Quer- und Flachschnittserien untersuchen.

An den mir zur Verfügung stehenden fetalen Hautstücken, welche nur stachelbewehrten Körperstellen entnommen waren, fanden sich die Haarscheiben nur den grössten Stacheln angelagert. In einer der Serien, deren Durchsicht mir Herr Prof. KEIBEL gestattete, fand ich aber schon im Stadium 54 in der Nähe der Kloake eine grosse Haarscheibe an einer Haargruppe anliegend.

Die einfachsten Verhältnisse bietet das Stadium 52. Ich habe kleine Theile des mir übergebenen Hautstückes mit der binocularen ZEISS'schen Lupe gezeichnet (Textfig. 1), diese Stücke dann in Quer- und in Längsschnittserien zerlegt. Aus den Längsschnitten, welche Stachel und Haarscheibe zugleich in demselben Schnitt zeigten, habe ich den idealen Längsschnitt des Stachelbezirks gebildet (Textfig. 2), aus den Querschnitten mittels Wachsplatten den Bezirk und seine Umgebung modellirt (Textfig. 3). Beide Methoden ergaben völlig übereinstimmende Bilder.



Fig. 1. Lupenübersicht eines Stachelbezirks. Stadium 52. *H* Haarscheibe, *St* Stachel, *T* Wülste um den Stachelaustritt herum, einfachen Epidermiserhebungen ohne Sinnesepithel entsprechend.

Man sieht in diesem Stadium deutlich die Durchbruchsstellen der Stacheln. Mit der Lupe sind am ungeschnittenen Stück die Haaraustrittspunkte noch nicht, oder nur sehr vereinzelt, zu erkennen. Am mikroskopischen Präparat sieht man, dass die innere Wurzelscheide bereits bis an die Hautoberfläche vorgedrungen ist, während Haar und Stachel selbst die Oberfläche noch nicht erreicht haben (Textfig. 2). Am Modell, in welchem die Hornschicht fortgelassen wurde, sieht man deutlich die Löcher der Haar- und Stachelfollikelmündungen (nicht abgebildet). Die Stacheln stehen einander sehr nahe. Zwischen ihnen sind, soviel ich erkennen konnte ganz regellos, eingesprengt die noch recht spärlichen Haare. Sie zeigen schon deutlich die Anlage des echten Haarbündels (DE MEIJERE), wie es von RÖMER geschildert worden ist. In diesem Stadium bestehen die Bündel aus dem starken Follikel des Stammhaares und den seitlichen Anlagen einiger Beihaare.

In unserem Modell ist der Follikel, zu dem die Haarscheibe gehört, an seiner Ausmündung 210 μ breit; zwischen seinem Hinterrand und der Haarscheibe (Vorderrand) liegen 300 μ, die Haarscheibe selbst ist 270 μ lang. Da die Schnitte genau quer, senkrecht zur Mittellinie des Stachelbezirks, geführt sind, lassen sich diese Maasse einfach aus der Zahl der Schnitte herausrechnen, in denen die verschiedenen Gebilde getroffen sind. Indessen bestehen starke Variationen in diesen Zahlen, wie schon die einfache Betrachtung der Textfig. 2 lehrt, in welcher die Maasse entschieden ganz anders ausfallen würden. Dies ist ja auch nicht wunderbar, da einerseits alle diese Bildungen im Stadium 52 erst im Werden begriffen sind, und andererseits auch am erwachsenen Thiere noch grosse Unterschiede in Grösse und Entfernung von Haarscheibe und Haar bestehen.

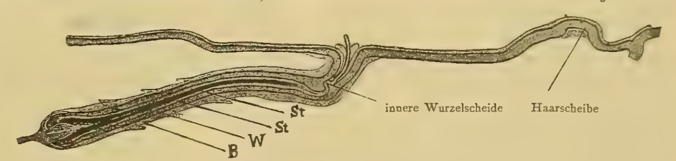


Fig. 2. *B* Stachelbalg, *W* äussere Wurzelscheide, *St* (unten) innere Wurzelscheide, *St* (oben) Stachellängsschnitt durch den Stachelbezirk. Stadium 52.

Um den Stachelaustritt herum sind die bereits genannten, zu einem circumfolliculären Kranz verbundenen knöpfchenförmigen Wülste schon ziemlich deutlich zu erkennen (Textfig. 1). Histologisch entspricht ihnen aber keine besondere Bildung. Man findet im Schnitt nichts anderes als wellenförmige Erhebungen, ohne dass Epidermis und Cutis einen Unterschied gegenüber der übrigen undifferenzirten Haut darböten.

Die Epidermis zwischen Haarscheibe und Stachel ist auffallend flach, einfach gebaut und frei von Anhängen und Papillen.

Die Stacheln sind bereits recht lang. Der grösste ist der zur Haarscheibe gehörende. Der Stachelfollikel senkt sich in einem Winkel von ungefähr 120° hinab, biegt dann bald mit scharfem Knick in wagerechte Lagerung um und verläuft mit seinem ersten Drittel fast parallel der Hautoberfläche, ja ein wenig nach oben convex, weiterhin flach abwärts, mit der Hautoberfläche einen Winkel von höchstens 35° bildend.

Dass diese Form bei allen Stacheln regelmässig vorkommt, ersieht man aus dem Vergleich der in Textfig. 2 und 3 aus verschiedenen Schnittreihen dargestellten Stacheln. Nach seinem Ende hin verdickt sich der Stachel kolbenförmig und umschliesst die grosse birnförmige Papille, welche bereits ein ganz beträchtliches Stück weit in den verhornten Stachel hinein vordringt.

Die äussere Wurzelscheide bietet nichts Besonderes dar; aus ihr löst sich, schon in der Höhe der Papille verhornend, die innere Wurzelscheide ab und erstreckt sich durch den ganzen Follikel hindurch in dicker Schicht bis an den senkrecht emporsteigenden Follikeltrichter. Hier dringt sie in spiraliger Windung bis an die Hautoberfläche vor und durchbohrt den von oben her in den Follikeltrichter hineinragenden Hornpfropf. Ob hier noch Reste des STÖHR'schen Haarkanals betheiligt sind, vermag ich in der allgemeinen starken Verhornung nicht zu entscheiden. Das Stadium ist für diese Entscheidung wohl auch schon etwas zu alt.

Von der inneren Wurzelscheide umschlossen liegt, nur bis an den senkrecht aufsteigenden Follikeltrichter heranreichend, der stark pigmentirte Stachel. Er endet mit dünner, pigmentarmer Spitze noch vor den Spiraldrehungen der inneren Wurzelscheide.

Anlagen von Beihaaren oder von Drüsen fehlen hier vollkommen an den von mir untersuchten Stacheln. Nirgends ist ein besonders umgeformter Auswuchs der äusseren Wurzelscheide zu erkennen. Nur an einem Stachel sah ich einen plumpen Zapfen vom obersten Theil ausgehen und in die Cutis hinabragen (Textfig. 3 *a*), einen andern (Textfig. 3 *b*) parallel der Epidermisunterfläche verlaufen; beide hatten aber nichts für Drüsen oder Haaranlagen Bezeichnendes an sich.

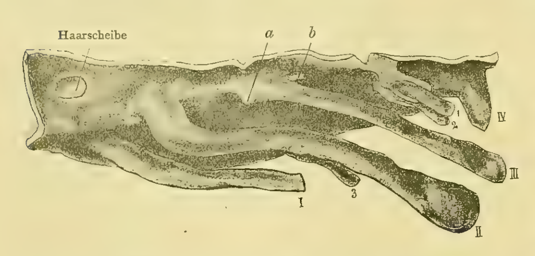


Fig. 3. Wachsplattenreconstruction des Hautstückes Fig. 1 aus Querschnitten. Epidermis. Stadium 52. *I—IV* Stacheln, *1—3* Haarbündel, *a* und *b* Auswüchse der äusseren Wurzelscheibe.

Der Follikel reicht tief in die dicke Schicht der quergestreiften Hautmusculatur hinab, die sich parallel der Hautoberfläche hinzieht. Aus der lockeren oberflächlichen Cutisschicht, die sich durch feinere Faserung und hellere Färbung (VAN GIESON) von der grobfaserigen derben tieferen Cutis unterscheidet, entsteht der dicke Stachelbalg, mit seinem hellen lockeren Gewebe und seinem Gehalt von parallel dem Follikel gelagerten Längskernen deutlich von der Umgebung abgehoben (s. die Contouren mit den wagerecht zwischen die Muskelbündel ausstrahlenden Fortsätzen, Textfig. 2). Am Follikelgrunde bildet sich dieser Balg in die Papille um, in die von der Tiefe her ein Bindegewebsstreifen mit Gefässen hineinzieht.

Die Mittelebene des Stachelbezirks trifft nach der Wurzel des Stachels hin (vorwärts) auf keine besonderen Bildungen. Die Epidermis ist hier sogar auffallend flach und einfach gebaut. Erst in sehr weiter Entfernung durchschneidet sie eine der kleinen Haaranlagen, welche wohl nur zufällig gerade hier liegt und jedenfalls in keiner Beziehung zu diesem Stachel steht. Nach hinten aber durchschneidet sie in gar nicht weitem Abstand vom Stachel eine Haarscheibe. Diese ist meistens (wie in Textfig. 2, und auch in der Abbildung RÖMER's) auf eine grössere Epithelerhebung aufgesetzt. Sie besteht aus einer kleinen Epidermiskuppel, die mit scharfem Absatz sich aus der Umgebung erhebt. Textfig. 2 zeigt dieses Verhalten im Längsschnitt, Taf. LXVI, Fig. 1 im Querschnitt. Die tieferen Zellen der Epidermis liegen hier viel dichter gedrängt als in der Umgebung, so dass sich die Haarscheibe vor allem durch das dichte Lager dunkelgefärbter Kerne des Stratum cylindricum erkennen lässt. Diese Darstellung unterscheidet sich

von der Beschreibung RÖMER's, nach dessen Beschreibung das Epithel keine Besonderheiten aufweist. In der Epidermiskuppel liegt die breite Cutispapille mit wagerecht angeordneten zahlreichen flachen Kernen. Die Kerne stellen sich auf dem Längsschnitt wie auf dem Querschnitt als längliche Fäden dar, sie sind also rundlich und flach, linsenförmig, zwischen ihnen liegen nahe der Epidermis, zum Theil wie aus ihr heraus ins Bindegewebe hinabgewandert, grosse blasenförmige Zellen, welche wir später hier immer wieder antreffen werden. Sie finden sich nach dem, was ich gesehen habe, in grösserer Zahl nur in den Haarscheiben. In die grosse Papille zieht ein Bündel von Gefässen und Nerven hinein. So scharf wie in späteren Stadien ist die Haarscheibe hier noch nicht ausgeprägt. Sie ist noch recht flach, die ringförmige Epithelleiste, welche sie in ausgebildetem Zustande begrenzt und den Hals des Cutisknopfes bildet (in meiner ersten Arbeit als Randwall bezeichnet), ist noch nicht vorhanden. Auch ist sie noch sehr klein. Dafür bieten aber die einfachen Verhältnisse dieser embryonalen Haut, an der noch die meisten Haaranlagen fehlen und nur die Stacheln angelegt sind, sehr übersichtliche Bilder der Topographie. Man erkennt ohne allen Zweifel die Zugehörigkeit der Haarscheibe zu den grössten Stacheln. In der übrigen Haut sieht man hier und da ebenfalls kleine, sehr kernreiche Epithelerhebungen, vielleicht Anlagen neuer Haarscheiben, wie sie sich ja in diesem frühen Stadium in unausgebildetem Zustande vorfinden müssen. Weder der Bau noch die Beziehungen zu Nerven und Blutgefässen gestatten aber eine Entscheidung, ob es sich hier wirklich um neuangelegte Haarscheiben handelt, und auch die topographische Beziehung zu Stacheln oder Haaren ist nicht klar genug.

Stacheln und Haare zeigen noch nicht die regelmässige Gruppirung der späteren Stadien. Die Haare befinden sich den Stacheln gegenüber bedeutend in der Minderzahl.

Im Stadium 53 ist die Haarscheibe bedeutend grösser. Ihre Länge beträgt in der Schnittreihe, von der das Modell Textfig. 4, 5 stammt, 360—390 μ. In dieser Serie war die Schnittrichtung nicht so genau senkrecht zur Verbindungslinie zwischen Haarscheibe und Stachelaustritt gefallen (Mittellinie des Stachelbezirks), wie gewünscht werden konnte. Wie sich bei der weiteren Betrachtung herausstellte, bestand zur Senkrechten auf der Mittellinie ein Winkel von etwa 20°. In Folge dessen war die Orientirung in der ausserdem auch noch auffallend stark gefalteten Haut sehr erschwert, und es war zunächst nicht klar, ob eine Beziehung der Haarscheibe zu einem der naheliegenden Stacheln bestand. Da ergab sich durch einen glücklichen Zufall, der auch in anderer Beziehung unsere Kenntnisse von der fetalen *Echidna*-Haut vermehrt, ein sicherer Anhalt für die Orientirung und der Beweis, dass auch hier Haarscheibe und Stachel in dem üblichen Lageverhältniss zu einander stehen. Es fand sich nämlich neben dem grossen Stachel, nach der Seite einer benachbarten Haarscheibe hin, eine Schweissdrüse. Es war die einzige Schweissdrüse, welche ich in den Stücken der fetalen Haut aller 3 Stadien gefunden habe. Leider kenne ich nicht den Platz, an dem

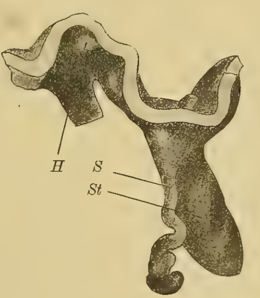


Fig. 4. Von der Seite gesehen.

Fig. 5. Von hinten unten gesehen.

Fig. 4 und 5. Wachsplattenreconstruction. Stadium 53. *H* Haarscheibe, *St* Stachel, *S* Schweissdrüse.

das betreffende Hautstück entnommen ist. Nur so viel ergiebt sich, dass es sich um eine andere Körperregion als die Mammartasche handeln muss, welche am erwachsenen Thier ja die prachtvollsten Knäueldrüsen in typischer Lagerung hinter dem Haar führt; denn diese ist frei von Stacheln, während das untersuchte Hautstück recht grosse Stacheln führt.

Diese Schweissdrüse dient uns als Orientirungsmittel. Wir wissen nach de Meijere's Feststellungen, dass zum Haarbezirk im Allgemeinen auch eine Schweissdrüse gehört. Ob diese genetisch zur Haargruppe gehört, oder ob sie ihr erst secundär angegliedert ist (Maurer), ist für unsere Betrachtungen ohne Bedeutung. Wichtig ist nur, dass sie hinter dem Haar zu liegen pflegt. Weber bildet dieses Verhältniss in seiner Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia auf Fig. 20 schematisch ab; ich selbst habe es aus der Affenhaut auf einem idealen Durchschnitt einer Wachsreconstruction (Fig. 21 meiner ersten Arbeit) dargestellt. Legen wir durch den dieser Drüse anliegenden Stachelfollikel eine Ebene derart senkrecht zur Hautoberfläche, dass sie den Follikel in seiner Längsrichtung halbirt, so schneidet diese Ebene die nächste Haarscheibe mitten durch. Ich halte dies für einen genügenden Grund, die Haarscheibe zu diesem Stachel zu beziehen, die genannte Ebene also als Mittelebene des Stachelbezirks anzusehen.

In diesem Stadium sind die Stacheln weiter ausgebildet und die Haarbündel bereits sehr zahlreich. Ihre genauere Beschreibung könnte nur die erschöpfenden Angaben Römer's wiederholen. Die erwähnte Schweissdrüse, wie bereits gesagt die einzige, die auffindbar gewesen ist, lag einem der grössten Stacheln an. Sie bildet einen langen, gewundenen Drüsenschlauch. Mit breitem, trichterförmigen Anfangstheil zweigt sie sich von dem Stachelfollikel ab, mit welchem vereint sie ausmündet. Auf diesen Trichter folgt ein flach gebogener Ausführungsgang, und an diesen schliesst sich ein im ganzen abwärts ziehender, 4mal im Kreisbogen scharf umgebogener Schlauch an. Dieser Schlauch, der secernirende Abschnitt, besteht aus einer äusseren Muskelschicht mit der Oberfläche parallel gestellten Kernen, und einer inneren Epithellage von hohen Cylinderzellen, deren Kerne, rundlich, der Basis der Zellen naheliegen (Taf. LXVI, Fig. 4). All diese Kerne sind mit Hämatoxylin viel dunkler gefärbt als die Kerne der Stachelschicht. Der Ausführungsgang besteht aus mehreren Lagen von gewöhnlichen, aber kleinen Epithelzellen, deren Kerne die Nuance der übrigen Stachelzellen zeigen. Je näher der Vereinigung mit der äusseren Wurzelscheide des Stachels, desto mehr gleichen die Zellen der Drüse den Zellen dieser Scheide, und zum Schluss verschmilzt der Drüsenschlauch ohne Grenze mit ihr, während ihr Lumen sich in den Follikeltrichter öffnet. Diese Drüse gleicht demnach, wenn auch in noch unausgebildetem Zustande, den typischen Schweissdrüsen der Monotremen sowohl in ihrer ganzen Form als auch im histologischen Bau.

Nachdem in dem abgebildeten Modell die altgewohnte Beziehung der Haarscheibe zum Stachel gefunden worden war, zeigte sich dasselbe Verhalten überall schon bei Lupenbetrachtung der unpräparirten Hautoberfläche. Es wurde in der typischen Beziehung zu jedem grossen Stachel eine Erhebung gefunden, die, wie die spätere Untersuchung ergab, eine Haarscheibe enthielt. Es scheinen aber auch die kleineren Stacheln bereits in Beziehung zu Haarscheiben zu stehen. In dem untersuchten Hautstück war eine recht grosse Zahl von grossen und von kleineren Haarscheiben nachweisbar. Die letzteren (Taf. LXVI, Fig. 2) machten mit ihrer auffallenden Schmalheit im Vergleich zu ihrer Höhe (die derjenigen ausgebildeter grosser Scheiben gleichkam) und ihrem sehr reichlichen Kerngehalt den Eindruck neugebildeter junger Scheiben. Sie sind mit rechtwinkliger Umbiegung scharf, wie mit dem Locheisen geschlagen, in die Epidermis von unten her eingefügt. Ueberall ziehen in sie Nerven- und Gefässbündel hinein. Die grossen Scheiben (Taf. LXVI, Fig. 3) gleichen im Ganzen der von Stadium 52 geschilderten Form, doch sind sie grösser. Sie werden von fast senkrecht aufsteigendem seitlichen Epithel begrenzt und von einer flachconvexen Kuppe zugedeckt, deren

Basalschicht, wie im Stadium 52, viel dichter gedrängte, kleinere Zellen enthält als die umgebende Epidermis. Vielfach befindet die Haarscheibe sich auf einer primären Epithelerhöhung als secundäre Ausbuchtung. Dann ist es, wie die Fig. 3 zeigt, unmöglich, die Haarscheibe schon am ungeschnittenem Stück zu erkennen, die sichtbare Erhebung entspricht vielmehr der grossen Epithelfaltung, und nur ein Theil von ihr ist die Haarscheibe. Die Cutispapille enthält sehr zahlreiche flache, wagerecht gelagerte Kerne, von zum Theil linsenförmiger Gestalt, zum Theil aber schüsselförmig mit aufwärts gerichteter Höhlung. Zwischen ihnen liegen, nahe dem Epithel, grosse runde helle Zellen mit grossem Kern, umgeben von dunklen halbmondförmigen Kernen. Diese Kerne liegen der Unterfläche des Epithels sehr nahe und sie machen vollkommen den Eindruck von Tastmenisken, soweit man dies ohne charakteristische Färbung und auf einfache Hämatoxylinpräparate hin aussagen darf. In diese reichliche Kernmasse zieht von einer oder von zwei Seiten her je ein starkes Nerven- und Gefässbündel hinein.

Die Haut ist sehr gut conservirt und schön färbbar; es gelangen lückenlose Schnittreihen von 20 und 30 μ, obwohl die Stacheln schon sehr hart sind. Sie ist aber ausserordentlich stark gefaltet, wohl durch prämortale Muskelzusammenziehung, welche auch die Stacheln hoch aufgerichtet hat, so dass sie viel weniger flach in der Haut stehen, als wir es in Stadium 52 sahen und in Stadium 54 noch sehen werden. Die vielfachen Erhebungen um die Stacheln herum, welche wir bei Besprechung von RÖMER's Tuberkeln schon kennen lernten, sind hier sehr deutlich (Textfig. 6). Sie entsprechen so gut wie alle (zuweilen mit Ausnahme einer einzigen) nicht Haarscheiben, sondern einfachen Faltungen der Haut. Die Ursache ihrer Anordnung habe ich nicht ergründen können.

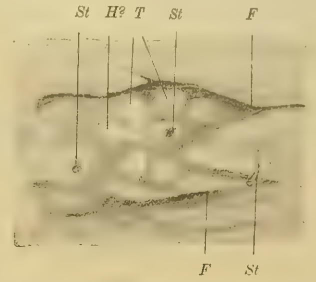


Fig. 6. Lupenübersicht eines Stachelbezirks. Stadium 53. *H?* Haarscheibe? *St* Stachel, *T* Wülste um den Stachelaustritt, *F* tiefe Hautfalten.

Im Gegensatz zum vorigen Stadium ergab das Stadium 53 bei genauerer Durchmusterung der Haar- und Stachelanordnung eine Reihe von Einblicken in die Architektonik der Haut. Für diese Untersuchung waren Flachschnitte von grossem Werth, die ja auch DE MEIJERE mit so vielem Erfolge verwendet hat. Die Haut wurde durch Rasirmesserschnitte aus freier Hand von der Oberfläche bis zur Stachelpapille in eine Reihe von 10 Schnitten zerlegt. Die Stacheln wurden aus den tiefsten Schnitten mit dem Zeichenapparat aufgezeichnet und dann aus den höheren Schnitten die weniger tief hinabreichenden Haare an den entsprechenden Stellen eingezeichnet. In der etwa $^1/_2$ qcm grossen Hautfläche befanden sich 3 grosse Stacheln. Alle drei besassen Haarscheiben, wie die Betrachtung der im obersten Schnitt erhaltenen Hautoberfläche lehrte. Jeder dieser drei grossen Stacheln war von einem Kranz kleinerer Stacheln umgeben. Dieser Stachelkranz stellte gewissermaassen die Grenze zwischen den Bezirken der grossen Stacheln dar. Die Verbindungslinien der kleinen Stacheln bildeten polygonale Felder (Textfig. 7), deren Grenzen immer zu mehreren grossen Stacheln gehörten, und deren Centrum je ein grosser Stachel bildete. Innerhalb dieser polygonalen Felder war dann jeder grosse Stachel von einem Kranz von Haaren umgeben, deren Verbindungslinien wiederum ein kleines, innerhalb des grossen liegendes polygonales Feld abgrenzten. Zu dem einen grossen Stachel gehörten 8 umgebende Haare, zu den beiden anderen je 9, also eine recht constante Zahl. Ausser diesen Haaren, welche den Stachel umsäumten, waren in den 3 grossen Feldern nur noch 3 regellos liegende Haare vorhanden.

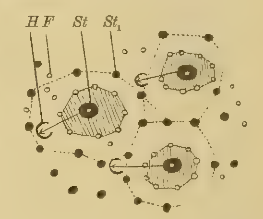


Fig. 7. Stacheln, Haare und Haarscheiben eines $^1/_2$ qcm grossen Hautstückes von Stadium 53. *H* Haarscheibe, *St* grosser Stachel mit Haarscheibe, St_1 kleiner Stachel ohne Haarscheibe, *F* Haar.

Die soeben beschriebene Anordnung der Stacheln und Haare weicht von dem gewöhnlichen Schema ab. Während als Grundregel die Anordnung der Haare in geraden Linien, vielfach in Gestalt der Dreihaargruppe, gilt, welche auf die Entstehung hinter (rudimentär gewordenen) Schuppen bezogen wird, finden wir hier eine complicirtere Haarstellung, welche sich nicht aus der geradlinigen Schuppenstellung ableiten lässt. Die einzelnen Haare dagegen, welche durch die seitliche Entstehung der Beihaare sich zu echten Bündeln umwandeln, tragen nach RÖMER's Beschreibung die deutlichen Zeichen der Schuppenstellung. Sie stellen die Einzelemente dar, welche DE MEIJERE uns als Grundlage der Haaranordnung kennen gelehrt hat. Noch deutlicher wird dies mit fortschreitender Entwickelung, und namentlich in den Haaren der Mammartasche der erwachsenen *Echidna* haben wir ebenso schöne Beispiele der Schuppenstellung wie in den Gruppen der *Ornithorhynchus*-Haut gefunden. Die grossen Complexe, welche aus Stachel und umgebendem Haarkranz bestehen, müssen secundären Modificationen der Haarstellung entsprechen. Wir werden ihnen weiterhin noch öfters begegnen. Neben den anderen, von RÖMER bereits beschriebenen und vorher schon von MAURER und DE MEIJERE hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der Monotremenhaare ergiebt sich auch aus dieser Anordnung eine starke Abweichung vom Grundtypus, welche kaum als ursprünglich angesehen werden kann.

Das Stadium 54 bietet die Haarscheiben schon wohlausgebildet und in regelmässiger Vertheilung dar. Die Maasse, welche ich an Querschnittserien erhielt, sind hier folgende:

Weite der Follikelmündung 410 μ.

Entfernung des Hinterrandes der Follikelmündung vom Vorderrand der Haarscheibe 830 μ.

Längsdurchmesser der Haarscheibe a) 395, b) 570, c) 230 μ.

Der Unterschied der Grösse deutet auf die noch nicht vollkommen fertige Ausbildung hin, indessen kommen auch beim erwachsenen Thier verschieden grosse Haarscheiben vor. Dasselbe Verhalten habe ich in meiner ersten Arbeit für unsere menschliche Haut erwähnt. Die Haarscheiben sind im Stadium 54 aber viel deutlicher differenzirt und ganz unverkennbar geworden. Mit der Lupe sind sie an der gehärteten Haut leicht zu sehen (Textfig. 8). Die Grössenzunahme ist aus dem Vergleich von Taf. LXVI, Fig. 1 und Fig. 6, die mit derselben Vergrösserung gezeichnet sind, erkennbar.

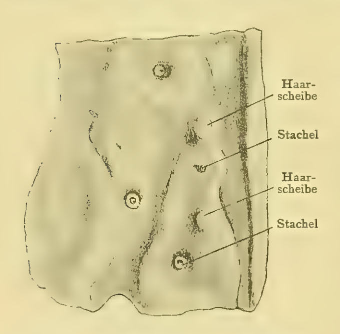


Fig. 8. Stadium 54. Lupenvergrösserung eines Stückes der Hautoberfläche.

Die Haarscheibe (Taf. LXVI, Fig. 6) bildet eine deutliche runde Epidermiserhebung, in der Mitte plan oder sogar ein wenig concav — schüsselförmig — eingedrückt. Die Unterseite des Epithels erhebt sich nicht mehr in stumpfem (Stadium 52) oder in rechtem Winkel (Stadium 53), sondern biegt nach aussen aus und bildet so einen centralwärts vorspringenden Epithelrand (den Randwall *R*), der den Hals der Cutispapille erzeugt. Die Haarscheibe ist erheblich gewachsen, die Zahl der Zellen in ihrer Epidermis ist viel grösser geworden, wie sich aus den Zeichnungen direct ersehen lässt. Die Zellkerne stehen im oberflächlichen Theile schon etwas dichter als in der umgebenden Epidermis, in den tieferen Zelllagen sind sie ausserordentlich dicht gedrängt. Das Stratum Malpighii der Haarscheibe zeigt etwa 6 Zelllagen über einander, während sonst nur 3—4 vorhanden sind. Stratum granulosum und Hornschicht überziehen, deutlich ausgebildet, die Haarscheibe.

Der Cutisknopf, welcher in der geschilderten Epithelkuppel liegt, hat dieselbe Tinction (gelbröthlich mit VAN GIESON) und dieselbe feine Faserung, die die papilläre Cutis auch in der Umgebung zeigt und sie deutlich von der tieferen Cutis unterscheidet. Dicht unter der Epidermis, liegen wiederum die grossen blasenförmigen Zellen mit hell färbbarem Kern, und um sie herum die halblinsenförmige Anhäufung wagerechter, theils linsen-, theils schüsselförmiger Kerne, welche den Tastmenisken der Reptilien so ausserordentlich ähnlich sind. In den Cutisknopf ziehen, von unten her aufsteigend, Nerven- und Gefässbündel hinein, wie ich glaube festgestellt zu haben, besonders zur Region der im Centrum der Haarscheibe dicht unter dem Epithel liegenden grossen blasenförmigen Zellen (Fig. 6).

Es gelang mit Leichtigkeit, lückenlose Längs- und Querschnittsreihen von 10 und 15, besser von 20 und 30 μ herzustellen. Die letztere Schnittdicke wurde nur wegen der geringeren Verschiebung durch die Messerführung gewählt, welche die Schnitte von solcher Stärke erleiden, da von vornherein die Untersuchung am Wachsplattenmodell geplant war.

Die Mittelebene des Stachelbezirks durchschneidet mitten die Haarscheibe und einen grossen Stachel. Diese Stacheln haben zum Theil die Haut bereits durchbohrt, zum Theil sind namentlich die grössten noch nicht so weit vorgeschritten. Ihr Follikel senkt sich fast senkrecht in die Cutis hinab, biegt dann, noch weit über der Hautmuskellage, beinahe rechtwinklig um und läuft nahezu der Hautoberfläche parallel; seine Abwärtsneigung beträgt kaum 10^{0}. Mit so geringer Neigung senkt er sich ganz allmählich in die tiefere Cutis und in die Hautmuskellage hinein. Der Follikel ist, wie wir es in Stadium 52 bereits gesehen haben, von einer helleren Bindegewebsschicht, die den bindegewebigen Stachelbalg darstellt, umgeben. Dieser Stachelbalg ist im Vergleich zur Grösse des Stachels sehr dünn. Er geht am Stachelgrunde in die ausserordentlich grosse, tief in den Stachel hineinreichende Papille über.

Nirgends weist die äussere Wurzelscheide drüsige Bildungen oder Haaranhänge (Beihaare) auf. Nur an einzelnen Stacheln sind flache seitliche Auswüchse sichtbar (Taf. LXVI, Fig. 7), die aber nicht die Bedeutung eines besonderen Organs oder einer Drüse zu haben scheinen, sondern das undifferenzirt gebliebene Rudiment einer solchen darstellen. Sie bestehen aus einem zelligen Auswuchs, dessen Zellmasse deutlich gegen die Zellen der äusseren Wurzelscheide durch ihre Anordnung abgegrenzt ist. Sie gleichen am meisten den ebenfalls undifferenzirten Auswüchsen der äusseren Wurzelscheide am Follikelgrunde so vieler Haare (Haarbeet UNNA's).

Die innere Wurzelscheide (Haarscheide) durchbricht die Epidermis und die absteigende Hornschicht des Follikeltrichters, aber nicht überall wird sie vom Stachel schon durchbrochen. Vielmehr sieht man mehrfach, dass die stark verdünnte und langausgezogene Stachelspitze noch vor dem Follikeltrichter sich umbiegt und zu einer Schleife aufrollt. Diese Umbiegung ist von SPENCER und Miss SWEET in ihrer Fig. 24 bereits abgebildet worden.

Jeder Stachel des untersuchten Hautstückes ist von einer Anzahl von Haarbündeln umgeben. In dem abgebildeten Modell beträgt deren Zahl 7 (Textfig. 9). Sie umgeben den Stachel in elliptischer Anordnung. Durch die jetzt bereits grösseren Verhältnisse der Haut ist die Uebersicht nicht mehr so deutlich wie im Stadium 53. Die Anordnung der kleineren Stacheln im Kreise um die grossen, die wir in diesem Stadium sahen, konnte ich im Stadium 54 nicht auffinden, zumal auch das mir zur Verfügung stehende Hautstück nicht gross genug für diese Feststellung war. Die Anordnung der Haare um die Stacheln glich sehr dem Befunde von Stadium 53. Auf Flachschnitten, wie wir sie dort beschrieben haben, fand sich um jeden Stachel ein Kranz von ungefähr 10 Haarbündeln. Hier und da schien aber ein Haarbündel zur Umgrenzung zweier benachbarten Stacheln benutzt zu sein. Mit diesem Verhalten nähert sich die Haut des Stadiums 54 dem unregelmässigen Stand der Haare, der bei der erwachsenen *Echidna* an den meisten Stellen

vorhanden ist, und den wir ganz besonders bei *Ornithorhynchus* sehen werden. Im Ganzen haben wir aber auch hier noch die Felder, welche Stadium 53 uns deutlich zeigte. Sie bestehen aus dem Stachel als Centrum, der Haarscheibe als hinteres Ende und den Haarbündeln als vordere und seitliche Begrenzung.

Die Haarbündel sind im Stadium 54 schon wohlausgebildet. Neben dem langen Stammhaar ziehen, fast seiner ganzen Länge entlang, beiderseits oder rund herum 5 oder 6 Beihaare. Diese Zahl ist nur für die untersuchte Stelle maassgebend. An anderen Stellen sind die Beihaare viel zahlreicher. Ich habe z. B. aus dem Hautstück des Stadiums 53 ein Stammhaar mit 9 Beihaaren im Querschnitt abgebildet (Taf. LXVI, Fig. 5). Meistens löst sich dicht an der Hautoberfläche jederseits ein Epithelvorsprung ab, dessen Centrum verhornt und in die Hornschicht des Follikeltrichters einmündet. Dieser Epithelvorsprung theilt sich in 2 oder in 3 dünnere Theile, welche als lange cylindrische Fäden dicht neben dem Mittelhaar entlang ziehen (Textfig. 10). Häufig verhält sich die Abzweigung der Beihaare aber auch anders. Aus den beiden seitlichen Vorsprüngen gehen nur je 2 Haarfollikel hervor, das 5., oder das 5. und das 6. aber entspringen selbständig an der unteren Circumferenz des Stammhaares (Taf. LXVI, Fig. 8). In den Follikeln der Beihaare befindet sich noch kein Haar. Der Follikel besteht noch aus einem soliden Zellzapfen.

Fig. 9.

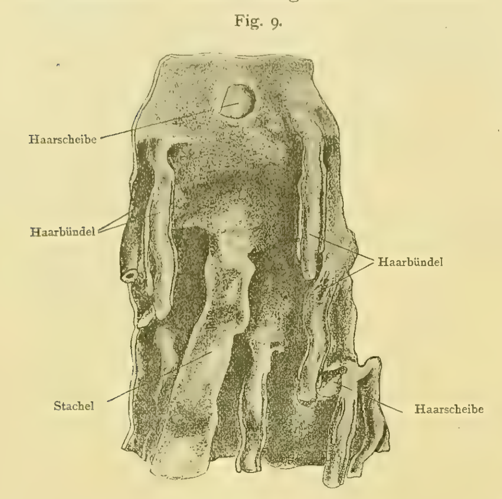


Fig. 10.



Fig. 9. Wachsplattenreconstruction eines Hautstückes von Stadium 54. Von unten gesehen.

Fig. 10. Haarbündel des Stadium 54. *a* von der Seite, *b* von unten gesehen. *St* Stammhaar, *B* Beihaare.

Das ganze Haarbündel verläuft der Hautoberfläche fast parallel, mit leichter Convexität nach unten.

In dem Hautstück des Stadiums 54 treten zwischen den Follikelmündungen, anscheinend unregelmässig vertheilt, spitze Erhebungen der Epidermis auf, denen je eine hohe, mit einem Gefäss versehene spitze Cutispapille entspricht. Die Hornschicht ist darüber in einer scharfen konischen Spitze erhoben. Vielleicht entsprechen diese Spitzen einigen von den Hervorragungen und Cristae, die MAURER aus der *Ornithorhynchus*-Haut beschreibt. Welche Bedeutung sie haben, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls handelt es sich nicht um zufällige Faltungen, sondern um besondere, präformirte Bildungen, wie die von der Cutis bis zur Hornschicht gleichmässige kleine Erhebung und ihr Zusammenhang mit dem eintretenden Gefässe beweist. Andeutungsweise sind sie vielleicht im Stadium 53 schon vorhanden, die starke Muskelcontraction dieses Thieres und die durch sie bedingte Hautfaltung verhindert aber eine sichere Entscheidung.

Vom Stadium 54 bis zum Befunde am erwachsenen Thier ist im Prinzip kein grosser Unterschied mehr zu verzeichnen. Der Vergleich wird aber dadurch erschwert, dass nicht dieselben Hautstellen bei

Jungen und bei Alten untersucht werden konnten. Die leicht untersuchbaren Hautstellen der Embryonen, welche mir zur Verfügung standen und die klarsten Resultate ergaben, sind beim ausgewachsenen Thier der histologischen Untersuchung sehr schwer zugänglich. Hier stehen die grossen Stacheln in solcher Härte in der Haut, dass das Anfertigen von Schnittreihen ausgeschlossen ist. Zwischen ihnen und nahe an ihnen befinden sich Haarscheiben in guter Ausbildung, zum Theil in plattgedrücktem Zustande. Viel bessere Uebersicht als Stachelpartien ergeben die Hautteile, wo Stacheln nicht im Wege sind. Ich habe die Haarscheiben des erwachsenen Thieres in meiner ersten Arbeit beschrieben und bei der wiederholten Untersuchung ganz dieselben Befunde wiederum gemacht.

Die Haarscheibe erhebt sich, scharf umgrenzt, als runder, ca. 1 mm grosser Knopf. Hier finde ich die Schärfe der Abgrenzung so deutlich wie in Römer's Figur 11 (Textfig. 11 *a*). Die Oberfläche ist etwas abgeflacht, aber bei weitem nicht so stark wie in den embryonalen Stadien. Der zum Haar hingewandte Theil läuft flacher aus, während der dem Haar abgewandte Theil fast senkrecht steht und, wie namentlich die histologische Untersuchung lehrt, man aber auch schon mit der Lupe sehen kann, mit der Hautoberfläche einen scharfen Winkel bildet (Textfig. 11 *b* und 13). Auf dem mikroskopischen Durchschnitt (Taf. LXVI, Fig. 9) sieht man eine hochgespannte Epithelkuppel, die Cylinderschicht ist hoch, die Stachelzellschicht besteht aus fast doppelt so viel Zellreihen und mehr als in der Umgebung. Der Randwall ist gut ausgeprägt, besonders an der flachen Vorderseite. Auf dem Epithel lagert eine derbere, soviel ich sehen konnte, zusammenhängendere Hornschicht auf, als sie das übrige Epithel bekleidet. In dieser Epithelbildung liegt eine grosse Cutispapille, deren Färbung derjenigen der oberflächlichen Cutis gleicht, wie wir es auch bei den jungen Thieren gesehen haben. Das Gewebe ist locker und feinfaserig und von ausserordentlich zahlreichen Nervenbündeln durchzogen, die zum Epithel emporsteigen. Der Zellreichthum dieser Papille ist nicht besonders gross, wenn wir ihn mit den embryonalen Haarscheiben vergleichen. Auch in den obersten Schichten liegen viel weniger Kerne auf einem kleinen Raum, als Fig. 1, 2 und 3, 6 aufweisen. Etwa in der Mitte der Haarscheibe, in der höchsten Partie der Papille, befindet sich ein Bezirk mit den eigenthümlichen grossen Zellen, welche wir schon von den früheren Stadien her kennen. Sie liegen in einer Schicht, und oft sind 3 oder 4 säulenförmig über einander geschichtet anzutreffen. Jede liegt einzeln in einer Bindegewebshöhlung, die wohl durch Retraction des Gewebes durch die Härtung entstanden ist (Textfig. 12). Sie bestehen aus ovalem oder rundem Protoplasmaleib und grossem, hell gefärbten, meistens wagerecht gestellten Kern. Hier noch mehr als bei den jungen Stadien hat man den Eindruck, irgendwelche nervösen Gebilde, Tastkörperchen oder etwas Aehnliches, vor sich zu haben.

Fig. 11.



Fig. 12.

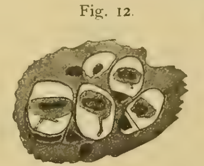


Fig. 11. Haar und Haarscheibe der erwachsenen *Echidna*. Freiburger Exemplar. Stelle aus der Schwanzgegend. *a* von oben gesehen, *b* im Längsschnitt, *H* Haarscheibe, *F* Haarfollikel.

Fig. 12. Die grossen Zellen in der oberflächlichen Cutis der Haarscheibe. Erwachsene *Echidna*. Mammartasche.

Die ganze Haarscheibe des erwachsenen Thieres stellt eine Vergrösserung der embryonalen Verhältnisse dar — nur die Zellen der Cutispapille scheinen nicht ebenso stark an der Vermehrung aller betheiligten Gewebe theilgenommen zu haben. Man könnte glauben, dass es sich beim Erwachsenen beinahe nur um eine Auseinanderziehung von Elementen handelt, deren wichtigster Bestandtheil (der nervöse Apparat)

schon in früher Embryonalperiode fertig angelegt ist, und dass die Grössenzunahme vorzugsweise durch Vermehrung von accessorischen Bestandtheilen erzeugt würde.

Wohl die ganze Haut ist mit den Haarscheiben besetzt, die in kleinen Abständen von einander stehen. Fast immer scheint eine Beziehung zu einem Haarbündel vorhanden zu sein. Die Entfernung von diesem wechselt in ziemlich weiten Grenzen, zuweilen sitzt die Haarscheibe ganz dicht am Hinterrande des Follikeltrichters, oft ist der Zwischenraum 1—2 mm gross (Textfig. 11, 14). Zwischen den Haarbüscheln, an welche sich Haarscheiben anschliessen, und solchen ohne Haarscheibe vermochte ich keinen Unterschied zu finden, der nicht zwischen gewöhnlichen Haargruppen auch vorgekommen wäre. So fand sich z. B. bei einer Haarscheibe nahe am Schwanz (Textfig. 11) nur ein stärkeres Stammhaar ohne Beihaare und ohne Drüsen. Dagegen waren bei mehreren Haarscheiben eines besonders schön gehärteten Hautstückes (Mammartasche) gar keine Unterschiede zwischen den umgebenden Haaren zu entdecken. Einige wenigstens, die keine Haarscheiben besassen, zeigten Stammhaar und Beihaare, Talgdrüsen und die Schweissdrüse bis auf kleine regellose Unterschiede in Zahl und Grösse genau so wie die vor der Haarscheibe liegende, zu ihr zu beziehende Haargruppe. Einige andere dagegen waren weniger ausgebildet, ermangelten namentlich der Schweissdrüse.

Es verwischt sich demnach das embryonale Verhältniss, welches, wenigstens an den von mir untersuchten Hautstücken, die Haarscheiben den Stacheln angliederte, die Haargruppen aber haarscheibenfrei liess. Das erwachsene Thier zeigt deutlich die Beziehungen der Haarscheibe zum Haarbündel, die Römer am Embryo (Bauchhaut) noch nicht ausgebildet fand. Dieses Verhalten würde am meisten dem unserer eigenen Haut gleichen, welche ja auch nur ganz gleichwerthige Haargruppen besitzt, deren einige mit Haarscheiben versehen sind, während andere ihrer ermangeln. Ich finde aber bei der erwachsenen *Echidna* zuweilen dasselbe Zeichen jener grösser angelegten Haaranordnung, welches wir bereits im Stadium 53 und 54 gesehen haben, und von dem ich nie ein Zeichen an der menschlichen Haut gefunden habe. Auch bei *Echidna* ist es nicht um alle Haarscheiben herum vorhanden, aber doch an einigen sehr deutlich. Es stellt

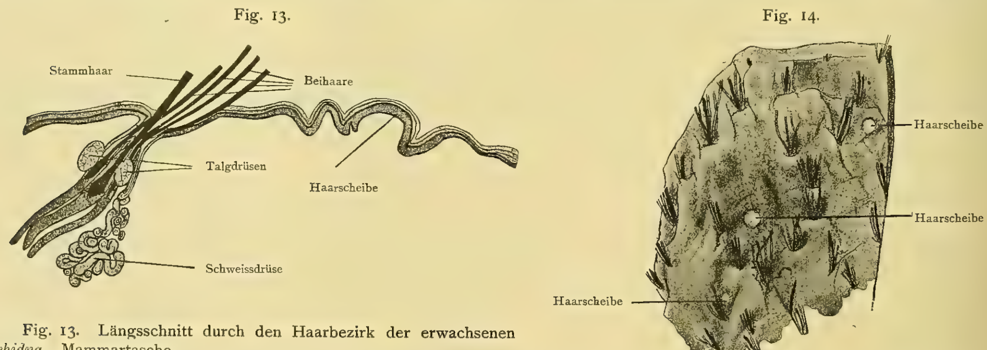


Fig. 13. Längsschnitt durch den Haarbezirk der erwachsenen *Echidna*. Mammartasche.

Fig. 14. Haut von der Mammartasche einer erwachsenen *Echidna*. Die mittlere (grösste) Haarscheibe ist von einem Halbkreis von 7 Haarbündeln umgeben, deren vorderstes allein in topographisch feststehender Beziehung zu ihr steht.

sich so dar, dass um eine Haarscheibe herum, die das hintere Ende bildet, in länglicher Ellipse ein ganzer Kranz von Haarbündeln steht (Textfig. 14). Besonders deutlich tritt dies wieder auf dem Flachschnitt hervor. An der Haut der Mammartasche sieht man den Querschnitt der Haarscheibe, der auch in den tieferen Hautlagen noch durch die abweichende Färbung seiner Cutis (gelblich mit Van Gieson, wie die

Cutis des Papillarkörpers) leicht erkennbar ist. Um ihn herum sieht man im Bogen die 7 Haarbündel angeordnet, welche die Fig. 12 uns schon bei der makroskopischen Betrachtung gezeigt hatte. Jedes dieser Bündel besteht aus dem Stammhaar und den Beihaaren nebst ihren Talgdrüsen und einer grossen, an der Hinterfläche des Follikels einmündenden gemeinsamen Schweissdrüse. Nur das vorderste dieser 7 Bündel steht in derart topographischer Beziehung zur Haarscheibe, dass die Mittelebene, die in der Haarrichtung durch die Haarscheibe gelegt wird, es exact halbirt.

Die Zusammenfassung einer grösseren Zahl von Haarbündeln um eine Haarscheibe ist möglicherweise der Ausdruck einer gröberen Systematik, vielleicht ähnlich wie bei Gürtelthieren (*Manis, Dasypus*) immer eine erhebliche Zahl von Haaren durch die grossen Hautschilder zu gemeinsamem Verbande zusammengehalten wird. Wir haben aber kein weiteres Zeichen dafür, dass diese Gruppirung um Haarscheiben resp. um die Stacheln genetisch wichtig wäre, so dass diese centralen Gebilde etwa die Grundlage einer grösseren Hautfelderung andeuteten, in welcher als vorbestimmter Grenze die Haare sich anlegten. Nach allem, was wir wissen, müssen wir auch bei *Echidna* die von de Meijere und von Reh erkannte Schuppenstellung der Haare als Grundlage der Haaranordnung ansehen. Als Ausdruck dieser Stellung haben wir vom Stadium 53 an immer das einzelne Haarbündel oder den einzelnen Stachel erkannt, einestheils aus den Gründen, welche Römer dafür anführte, andererseits, weil wir immer nur ein einziges Gebilde, Bündel oder Stachel, in feste Beziehung zur Haarscheibe zu bringen vermochten. Der Haarbezirk in der von mir angewandten Bedeutung besteht mit Sicherheit nur aus Haarscheibe und einem Haarelement. Die übrigen um diesen Grundstock herumgelagerten Haarelemente (Haarbündel) sind vielleicht nur durch mechanische Bedingungen in eine auffallend regelmässige Beziehung zu ihm getreten. Durch ihre Anordnung um das Centrum des Haarbezirks herum tritt eine Complication der Verhältnisse ein, eine specialisirte, der *Echidna*-Haut eigenthümliche Erscheinung, vielleicht eine Folge physiologischer Bedingungen, Schutzvorrichtung für die Haarscheibe oder Aehnliches.

Diese Anordnung der *Echidna*-Haare zu grösseren Einheiten würde in der uns interessirenden Frage nach den Haarscheiben keinen Grund zu weiter gehenden Ueberlegungen abgeben dürfen, wenn nicht eigenthümliche Verhältnisse der *Ornithorhynchus*-Haut auf sie einzugehen gezwungen hätten. Auch bei *Ornithorhynchus* besteht eine Abweichung von der gewöhnlichen Haaranordnung an den Stellen, welche die Haarscheiben aufweisen.

Wenn wir das Haarkleid des *Ornithorhynchus* mit dem der *Echidna* vergleichen, so haben wir gewissermaassen zwei Extreme derselben Anlage vor uns.

Bei *Echidna* sehen wir Stacheln ohne oder fast ohne alle Nebenapparate, ohne Talgdrüsen und Schweissdrüsen. Die Haare sind dick und starr, umgeben von einer Anzahl einzelner Beihaare, oft zwar mit Talg-, fast nie mit Schweissdrüsen verbunden.

Bei *Ornithorhynchus* fehlen alle stachelähnlichen Bildungen; auch an den Theilen mit starrer Behaarung (Füsse, Schwanz) handelt es sich kaum um mehr als starke Einzelhaare. Das Haarkleid besteht aus deutlichen Haargruppen, welche in naher Aneinanderordnung einen dichten, zarten Pelz bilden. Jede Haargruppe besteht aus ihren typischen Elementen: 1) Stammhaar, 2) Beihaare. Das Stammhaar besteht aus einem einzelnen starken Follikel mit dem eigenthümlichen, für *Ornithorhynchus* bezeichnenden langen Haar, dessen Oberende in die merkwürdige längliche Platte ausläuft. In diesen Follikel mündet hinten die Schweissdrüse ein, die so gut wie niemals fehlt. Um das Stammhaar herum stehen 4, 5 oder 6 Haarbündel, jederseits 2 oder 3. Jedes Bündel besteht aus einer grösseren Zahl (4—20) dünnen Follikeln mit je einem feinen Härchen. An den Bündeln hängt jederseits eine grosse Talgdrüse. Der Unterschied von *Echidna*

besteht darin, dass die Zusammenziehung in ein einheitliches grosses Gebilde, die bei ihr vorherrscht, bei *Ornithorhynchus* in eine Auseinanderlegung in viele kleine Elemente umgekehrt ist. Wo dort ein Stachel besteht, haben wir hier eine aus vielen Einzeltheilen zusammengesetzte Haargruppe; wo wir bei *Echidna* einzelne Beihaare finden, haben wir bei *Ornithorhynchus* ein secundäres Haarbündel von vielen Follikeln, deren einheitlicher Ursprung nur noch durch die gemeinsame Talgdrüse ausgedrückt wird. Es handelt sich bei beiden Thieren um dasselbe Grundelement, das primäre Haarbündel — am einfachsten und vollständigsten in der Mammartasche von *Echidna* erhalten — in verschiedener Modification. Im Vergleich mit den *Echidna*-Stacheln, welche alle Nebenapparate unterdrückt haben und dadurch weit vom Schema abweichen, stehen die Haargruppen des *Ornithorhynchus* dem Schema weit näher. Hier und da finden wir aber bei *Ornithorhynchus* Anordnungen, welche in einer neuen, für dieses Thier charakteristischen Weise von dem Grundplan der Haaranordnung abweichen. Das Studium dieser Verhältnisse gelingt wiederum unschwer an Schnittserien, welche horizontal, parallel zur Hautoberfläche, geführt sind. Von dem Fell des Freiburger *Ornithorhynchus*, welches meinen früheren Studien bereits zu Grunde lag, zerlegte ich ein Stück von 1 qcm in solche Schnitte von 30—50 μ.

In meiner ersten Arbeit habe ich mitgetheilt, dass die Haarscheibe des *Ornithorhynchus* umgeben von einer Anzahl von Haaren liegt, also nicht in der typischen Weise, die Mensch und Affe zeigen, hinter dem Stammhaar oder der Haargruppe, sondern inmitten der zugehörigen Haare. Dies ergiebt sich ausserordentlich deutlich aus dem Studium der Flachschnittserie, die jede Haarscheibe rund herum von einer grossen Anzahl von Haaren umkränzt zeigt. Zum Stammhaar gehören hier mehr Haarbündel als gewöhnlich. Die Mindestzahl war 6, meistens waren es 8 oder 9. Zwischen ihnen liegt die eigenthümlich veränderte, deutlich anders gefärbte Cutis, welche das Anzeichen ist, dass zu diesen Anordnungen der Haare eine Haarscheibe gehört.

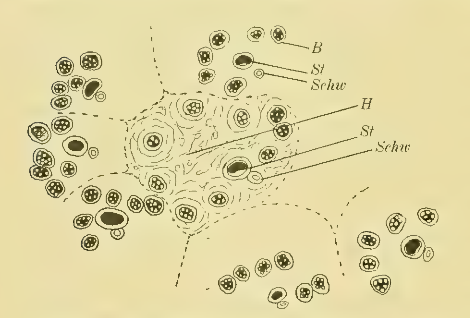


Fig. 15. Flachschnitt durch die Haut von *Ornithorhynchus*. Lupenvergrösserung (a_2). *H* Haarscheibe (Durchschnitt der Cutispapille). *St* Stammhaar, *Schw* Schweissdrüse, *B* Beihaarbündel. Die gewöhnlichen Haargruppen haben 5 oder 6 Beihaarbündel, die Haarscheibengruppe deren 9. Die Zugehörigkeit der Haarbündel zu den einzelnen Stammhaaren, welche in der Höhe des gezeichneten Schnittes nicht überall vollkommen deutlich erkennbar ist, wurde durch Verfolgung der Flachschnittserie festgestellt und durch die punktirten Linien abgegrenzt.

Diese zwei Sorten von Haargruppen traf ich an verschiedenen Stellen des Thieres, am Nacken und am Bauch, in ganz derselben Weise an. Bei den haarscheibenlosen Gruppen bestanden am Nacken jederseits 2 Beihaarbündel, deren Haare auf dem Flachschnitt fächerförmig zum Stammhaarfollikel convergirten. An anderen Hautstellen war die Zahl jederseits 3, so dass 4—6 die allgemeingültige Zahl der Beihaargruppen darstellt (s. Textfig. 15). Bei den Gruppen mit Haarscheibe waren diese 4—6 seitlichen Bündel ebenso vorhanden. Sie bilden mit dem Stammhaar die hintere Begrenzung der Haarscheibe. Zu ihnen kommt noch eine wechselnde Zahl von Haarbündeln hinzu, welche die seitliche und die vordere Begrenzung der Haarscheibe bilden. Als geringste Zahl dieser Haarbündel sah ich ein einziges, das den vordersten Platz einnahm. In den anderen Fällen waren es 3, 4 oder 5, die noch zu den ursprünglichen, allen Gruppen gemeinsamen 4 Bündeln hinzukamen (Textfig. 15).

Die Haarbündel des Haarscheibenbezirks unterscheiden sich in nichts von den übrigen Haarbündeln. Sie haben ihre Talgdrüsen wie diese, die Römer so anschaulich beschrieben hat, und enthalten ungefähr dieselbe Zahl von Haaren, vielleicht etwas weniger, wie Zählungen zu zeigen scheinen. Ich zählte in 10

beliebigen, einander benachbarten Haarbündeln, die genau quer durchschnitten waren, 12—20 Haare, insgesammt 151 = 15,1 pro Bündel; in 7 Bündeln eines Haarscheibenbezirks 9—20 Haare, insgesammt 95 = 13,6 pro Bündel.

Bei einem anderen Exemplar (Bauchhaut) war die Zahl viel kleiner; in 30 Bündeln waren 168 Haare = 5,6 pro Bündel; in den 9 Bündeln eines Haarscheibenbezirks waren 44 Haare = 4,9 pro Bündel.

Die Unterschiede in der Zahl der Beihaare in den einzelnen Bündeln sind bekannt. Leydig (4—5) und Poulton (7—11 bei einem Thier in der Mauserung) geben eine kleine, Welcker (15—30) und Spencer und Sweet (12—18) geben höhere Zahlen an, Zahlen, die nach Körpergegend und Haarwechsel variiren sollen.

Den Bau der Haarscheibe habe ich in meiner ersten Arbeit beschrieben. Sie tritt beim *Ornithorhynchus* viel deutlicher als bei jedem anderen Thier, das ich daraufhin untersuchte, durch die eigenthümliche Farbenanziehung ihrer Cutis hervor. Auf einem senkrecht zur Hautoberfläche und in der Längsrichtung der Haarfollikel gelegten Schnitt sieht man eine hervorragende Kuppel verdickten Epithels und unter dieser einen tief hinabreichenden, nach unten sich verjüngenden, dunkel gefärbten Ausschnitt der Cutis. Die Basalschicht des Epithels besteht aus hohen Cylinderzellen; über ihr lagern noch einige Schichten kleiner Epithelzellen, so dass die Gegend der Haarscheibe gegenüber dem sehr dünnen übrigen Epithel stark verdickt erscheint. Der Cutiszapfen ist sehr derb, dichtfaserig gebaut, färbt sich mit Karmin, Hämatoxylin, Methylenblau viel dunkler als die übrige Cutis. Er ist daher schon mit der schwächsten Vergrösserung leicht auffindbar. In den oberflächlichsten Lagen befinden sich wiederum, wie bei allen anderen Thieren, die zahlreichen, zum Theil wagerechten und vielfach schüsselförmigen Kerne. Viele Gefässe und namentlich sehr zahlreiche Nervenbündel steigen zur Oberfläche empor. Die Grenze des Cutiszapfens ist ganz scharf gegen die schwach gefärbte Umgebung abgesetzt. Nach unten läuft er in eine lange Spitze aus.

Man kann mit Sicherheit darauf rechnen, mindestens ein solches Gebilde schon in den ersten 50 Schnitten anzutreffen, wenn man ein etwa 1 cm langes Stück *Ornithorhynchus*-Haut in senkrechte Schnitte zerlegt. Ich habe sie in allen meinen Hautstücken gefunden, und habe sie auch in den mir von Römer übersandten Hautschnitten gesehen (Taf. LXVI, Fig. 10). Ich glaube, dass sie bereits Maurer kurz und charakteristisch beschrieben, wenn auch nicht in meinem Sinne gedeutet hat. Er sagt (Epidermis) p. 272f.: „Auf dem Körper von *Ornithorhynchus* finden sich überall zwischen den Gruppenhaaren zerstreut, in bestimmten weiten Abständen von einander, starke Einzelhaare, deren Anordnung besonders hervortritt, wenn man nach Maceration der Haut, wie sie an alten Objecten, die Jahre lang in Alkohol lagen, eintritt, alle Haare beseitigt. Dann treten die Bälge jener grossen Einzelhaare als weissliche kleine Knöpfchen hervor. Diese Gebilde lassen sich als Reste eines Stachelkleides deuten, oder umgekehrt, als der Beginn zur Bildung eines Stachelkleides." Diese Beschreibung stimmt völlig mit der Abbildung 12 meiner ersten Arbeit überein, die von einem mit ganz derselben Technik, wie sie Maurer anführt, gewonnenen Fellstück stammt. Die Deutung Maurer's ist aber wohl kaum die richtige und lässt auch völlig eine genauere Begründung vermissen. Der einzige Grund für die ausgesprochene Vermuthung kann nur in einem Analogieschluss von der Hautbeschaffenheit des anderen Monotremen, der *Echidna*, her gefunden werden. Ihr Stachelkleid legt das Vorkommen ähnlicher Bildungen auch bei *Ornithorhynchus* nahe.

Die „starken Einzelhaare", von denen Maurer als von einem wirklichen Funde spricht, erschliesst er nur aus dem Vorhandensein der „Bälge". Sie sind von Niemand bisher beschrieben worden, und Maurer selbst beschreibt sie auch nicht. Er hat vermuthlich die von ihm entdeckten Knötchen mikroskopisch nicht speciell untersucht, denn er müsste dann zu meinem Befunde gelangt sein. Ich selbst habe keine starken Einzelhaare mitten im Fell des *Ornithorhynchus* gesehen. Aber ich kenne, wie meine Beschreibung und die

Abbildung in meiner ersten Arbeit beweist, die kleinen weisslichen Knöpfchen, und deren Beschreibung stimmt genau mit derjenigen MAURER's überein. Ich habe sie histologisch untersucht: es sind gar keine hervortretenden Bälge starker Haare, sondern es sind unsere Haarscheiben. Man sieht sie am gerupften *Ornithorhynchus*-Fell sehr gut, wie es überhaupt durch einfaches Rupfen (Ausreissen sämmtlicher Haare mit der Cilienpincette) gelingt, im dichten Pelz der Thiere eine leichte Uebersicht über die Haarscheiben zu erhalten. Ich fand sie so beim Maulwurf und später bei der Maus und dem Eichhörnchen, am Schwanz der Katze und an der Seite des Igels.

Die Stellung der Haarscheibe ist bei *Ornithorhynchus* sehr eigenthümlich und weicht von allen anderen bisher festgestellten Regeln ab. Diese Abweichung hatte ich bereits früher hervorgehoben, als ich die topographischen Verhältnisse an der Fusshaut beschrieb (Arch. f. mikrosk. Anat.). Die Uebersicht über die Topographie der Haarscheibe, welche wir nunmehr durch die Untersuchung von Flachschnitten erhalten haben, klärt aber wenigstens das gewissermaassen die Regel umkehrende Verhalten an der Fusshaut auf. Ich hatte mitgetheilt, dass die vielen kleinen weisslichen Flecke, die in die sepiabraune Haut der Füsse eingesprengt sind, grossen, ausserordentlich stark innervirten Cutispapillen entsprächen, welche als Haarscheiben anzusehen seien. Sie sind — im Gegensatz zur stark pigmentirten Umgebung — von ganz pigmentlosem Epithel bedeckt, das in dicken Zapfen, ganz wie die menschliche Haarscheibe, sich in die Cutis hinabsenkt. Nicht immer liegt neben diesen Bildungen ein Haar. Wo aber ein Haar ihr anliegt, da ist das Verhalten stets umgekehrt wie bei den übrigen Thieren. Während nämlich sonst — bei Mensch und Affen, Igel, Katze, Eichhörnchen und, wie wir sahen, auch bei *Echidna* — die Haarscheibe immer hinter dem Haar, im spitzen Winkel zwischen freiem Haarschaft und Hautoberfläche angeordnet ist, liegt sie hier nicht hinter dem Haar, sondern vor ihm, d. h. im stumpfen Winkel zwischen freiem Haarschaft und Hautoberfläche. Die Erkennung dieser Anordnung ist weiterhin gesichert durch das Verhalten der Schweissdrüse, welche stets die hintere Seite des Haarfollikels markirt, und die bei *Ornithorhynchus* immer auf der der Haarscheibe entgegengesetzten Seite in den Haarfollikel einmündet. Dieser Befund am *Ornithorhynchus*-Fuss musste als Ausnahme von der Regel angesehen werden und war zunächst nicht erklärlich. Ich sprach die Vermuthung aus, dass die Erklärung in dem rudimentären, secundär vereinfachten Verhalten der Behaarung an den Füssen zu suchen sei. Nach den mitgetheilten Befunden am Pelz des *Ornithorhynchus* ergiebt sich nun eine vollkommene Uebereinstimmung der Anordnung an den Füssen und am Körper. Der einzige Unterschied zwischen beiden besteht in dem Fehlen der Beihaargruppen am Fuss. Stammhaar und Schweissdrüse haben am Fuss und am Körper ganz dieselbe Stellung zur Haarscheibe. Sie liegen beide Male hinter ihr. Dies Verhalten entsteht dadurch, dass bei *Ornithorhynchus* die Haarscheibe, statt wie sonst hinter der Haargruppe zu liegen, von den Follikeln des ganzen Haarbezirks in die Mitte genommen, von ihnen rings umgeben wird. Fallen die Bündel der Beihaare fort und bleibt allein das Stammhaar und die Schweissdrüse übrig, dann liegt die Haarscheibe vor dem Haar, ganz so, wie wir es bereits früher für den *Ornithorhynchus*-Fuss beschrieben haben.

Besteht nun auch eine gute Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Anordnungen bei stark und schwach behaarten Hautstellen von *Ornithorhynchus*, so weicht doch das ganze Princip seiner Haarscheibenlagerung von dem der anderen Säugethiere ab. Ob wir Analoga dieser Anordnung finden werden, lässt sich nicht voraussagen. Ausgedehntere Untersuchungen müssen uns da zu Hilfe kommen. Nicht der Genese, sondern nur der Form nach gleicht der Umlagerung der *Ornithorhynchus*-Haarscheibe durch Haarbündel die geschilderte Umlagerung der Haarscheibe von *Echidna* durch die nächststehenden Haargruppen. Da die Haargruppen der *Echidna* nicht denselben, sondern einen viel grösseren morphologischen Werth haben als die *Ornithorhynchus*-Haarbündel, welche ja nur je einem Beihaar der *Echidna*-Haargruppen ent-

sprechen, kann man beide Vorkommnisse nicht mit einander vergleichen, ausser etwa von dem Standpunkte aus, dass beide Anordnungen der gleichen Function dienen. Ohne neue Thatsachen dürfen wir aber im Gebiete der Haarforschung keine neuen Erklärungsversuche vornehmen, da gerade die Erfahrungen, welche wir über die Haarscheiben gesammelt haben, uns dazu mahnen müssen, vorsichtig in der Beurtheilung unserer Befunde zu sein. Die beiden Forscher, welche sie bei den Monotremen vor mir gesehen haben, sind zu verschiedenen Schlüssen gelangt, die alle beide nicht dem vertiefteren Untersuchen genügen konnten. Weder stellen unsere Bildungen Stachelanlagen dar, wie MAURER will, noch Schuppenrudimente oder primäre Cutispapillen, wie die Anschauung von RÖMER es angiebt. Sie bilden hier wie bei allen andern Säugern stark innervirte Organe, mit verschiedentlichen auf eine Sinnesorgan-Natur hinweisenden Epithel- und Cutiseigenthümlichkeiten, die ihre Auffassung als eigenartige Hautnerven-Endapparate gerechtfertigt erscheinen lassen. Ihre Function harrt noch der Deutung. Ihren topographischen Werth glaube ich in der Beziehung zu den Haaren richtig erkannt zu haben. Ihre morphologische Bedeutung habe ich in der Vergleichung mit den Tastflecken der Reptilien und Amphibien und weiterhin mit den Perlorganen der Fische durch meine erste Arbeit dargelegt.

Dass wir durch ihre Erforschung ein weiteres Hilfsmittel zur Aufdeckung der Phylogenie der Haare gewonnen haben, glaube ich mit Bestimmtheit. Ihr Fund ermuntert uns zu neuer, immer genauerer Durchforschung der Haut. Wo ein so grosses Organ noch gefunden und in seiner Bedeutung erkannt werden konnte, da existiren sicherlich noch mehr verborgene, durch peinlich exactes Studium aufdeckbare Elemente, die uns auf dem Wege zur Abstammung des Haares weiterhelfen werden.

Literatur.

PINKUS, Ueber Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar (Haarscheiben) und ihre vergleichend-anatomische Bedeutung. Archiv f. mikroskopische Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. LXV, 1904, p. 121.

SPENCER and SWEET, The structure and development of the hairs of Monotremes and Marsupials. Part I: Monotremes. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XLI, N. S., p. 549.

WEBER, Die Säugethiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia, Jena, G. Fischer, 1904.

Alle übrigen in dieser Arbeit citirten Werke sind von RÖMER, Studien über das Integument der Säugethiere, II. Das Integument der Monotremen, Zool. Forschungsreisen, Bd. III, p. 191, 1898, bereits aufgeführt worden.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3011

Fortsetzung von Seite 2 des Umschlags.

Bisher erschienen.

bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden. — W. Weltner, Süsswasser-Schwämme. — Ernst Schulz, Die Hornschwämme von Thursday Island und Amboina. — Oswald Kieschnick, Kieselschwämme von Amboina. — W. Weltner, Hydroiden von Amboina und Thursday Island. — Johann Staub, Neue Nemertinen aus Amboina. — K. M. Heller, Systematische Aufzählung der Coleopteren. — G. Horváth, Hemiptera. — Ernst Hentschel, Gorgonacea von Amboina und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. II. — L. Doderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Echinoidea. — Maximilian Meissner, Liste der von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Bryozoen. — Johannes Thiele, Proneomenia amboinensis n. sp. — Ant. Collin, Verzeichnis der von Professor R. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Polychäten. — Hermann August Krauss, Orthopteren aus Australien und dem Malayischen Archipel, gesammelt von Professor Dr. Richard Semon. — Paul Matschie, Die Chiropteren, Insectivoren und Muriden der Semon'schen Forschungsreise.

Festschrift zum achtzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Regierungsrats Prof. Dr. Karl Möbius in Berlin. Mit 20 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Preis: 36 Mark.

Inhalt.

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die Vereinigten Malayischen Staaten von Dr. **Rudolf Martin,** a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des Anthropologischen Instituts der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Die in diesem Werke enthaltene monographische Bearbeitung der Inlandstämme der Malayischen Halbinsel ist das Ergebnis einer im Frühjahr und Sommer 1897 zum Studium dieser unternommenen Reise durch die Vereinigten Malayischen Staaten.

Aber nicht nur die eigenen Ergebnisse bietet der Verfasser, sondern er war auch bestrebt, dieselben durch Einarbeitung der ausgedehnten, weitschichtigen und zum Teil schwer zugänglichen Literatur zu vertiefen, um dadurch ein möglichst vollständiges und klares Bild der bis dahin so verworrenen anthropologischen Verhältnisse der Malayischen Halbinsel zu gewinnen. So dürfte die vorliegende Monographie ein vollständiges Bild unseres gegenwärtigen Wissens über die Inlandstämme der Halbinsel darstellen.

Das ganze Werk zerfällt in vier Abschnitte. Der erste behandelt die Geographie und Geschichte der Malayischen Staaten; er hat den speziellen Zweck, das gesamte Milieu zu schildern, aus welchem heraus die spezifischen Lebensformen der Inlandstämme verstanden werden können. Das historische Kapitel wurde von dem Verfasser hauptsächlich deshalb geschrieben, um den Nachweis zu erbringen, daß die Inlandstämme erst spät in den Gesichtskreis anderer Völker traten und daß Mischungen mit fremden Kolonisten nur in sehr beschränktem Grade stattgefunden haben können. Das Kapitel über die historische und politische Entwickelung der Malayischen Staaten, die auf dem Kontinent noch fast ganz unbekannt sind, dürfte bei der heutigen politischen Lage in Ostasien auch weitere Kreise interessieren.

Der zweite physisch-anthropologische Teil behandelt die körperliche Beschaffenheit der genannten Stämme, besonders der primitiven kymotrichen Senoi und zwar sowohl nach den Beobachtungen des Verfassers an Lebenden, als nach eingehenden Untersuchungen an Skeleten. Dabei werden auch eine Reihe prinzipieller Fragen, die heute mitten in der anthropologischen Diskussion stehen, erörtert.

In dem dritten ergologischen Abschnitt ist die Gesamtheit der materiellen und geistigen Kultur zur Darstellung gelangt.

Dieser Teil des Werkes dürfte gerade für weitere wissenschaftliche Kreise von hohem Interesse sein, da eine zusammenfassende Darstellung der Kulturverhältnisse der genannten Stämme bis heute noch nicht vorhanden ist.

Ein letzter, vierter Teil sucht die genetischen Beziehungen der Inlandstämme unter sich und zu benachbarten Varietäten aufzudecken.

Die reproduzierten Typen- und Landschaftsbilder sind ohne Ausnahme nach eigenen photographischen Aufnahmen des Verfassers hergestellt und sämtliche Photographien ohne Retouche reproduziert.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.
2. TEIL.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER II. 2. TEIL.

III. LIEFERUNG.

MIT 18 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 29 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1906.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3011

Des ganzen Werkes Lieferung 28.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER II.

IV. LIEFERUNG.

E. Gaupp, Ueber Entwickelung und Bau der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke von Echidna aculeata nebst allgemeinen Bemerkungen über die Kopfgelenke der Amnioten. — E. Gaupp, Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von Echidna aculeata var. typica.

MIT 9 TAFELN UND 79 FIGUREN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Ueber Entwickelung und Bau der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke von Echidna aculeata,

nebst allgemeinen Bemerkungen über die Kopfgelenke der Amnioten.

Von

Dr. E. Gaupp,

a. o. Professor in Freiburg i. B.

Mit Tafel LXVII und 20 Figuren im Text.

Bei der Ausarbeitung der Entwickelungsgeschichte des Schädels von *Echidna* auf Grund des SEMON'schen Materials, die schon vor langer Zeit begonnen, aber leider immer wieder unterbrochen wurde, stellte ich auch die Thatsachen fest, über die ich kürzlich schon, in dem Vortrag auf der Rostocker Anatomen-Versammlung, berichtete: die Einheitlichkeit des Atlanto-Occipitalgelenkes sowie die des Atlanto-Epistrophicalgelenkes und die Communication beider Gelenke. Dass diese Thatsachen mein höchstes Interesse und den Wunsch erregten, ihnen genauer nachzugehen, ist wohl begreiflich, und ich bin den Verwaltern des SEMON'schen Materials, vor allem Herrn Geheimrath FÜRBRINGER, zu grossem Danke dafür verpflichtet, dass mir erlaubt wurde, die Untersuchung in dieser Richtung auszudehnen. Die Ergebnisse derselben beabsichtigte ich zuerst mit denen über den Schädel zusammen zu veröffentlichen, bei der Ausarbeitung des Manuscriptes kam ich jedoch zu der Ueberzeugung, dass es rathsamer sei, eine Trennung vorzunehmen, vor allem, weil die Befunde, die ich bei einer ausgedehnteren vergleichenden Untersuchung der Kopfgelenke machte, mir wichtig genug erschienen, um eine eingehendere Behandlung zu rechtfertigen. Denn ich glaube allerdings, dass die neuen Thatsachen, die ich mittheilen kann, geeignet sind, für die Beurtheilung der mancherlei Fragen, die sich an die Gestaltung des hinteren Schädelendes und die craniovertebralen Verbindungen der Amnioten knüpfen, neue Grundlagen zu bilden.

Und so erscheint denn hier zunächst die auf die beiden vorderen Wirbel und die Kopfgelenke bezügliche Untersuchung, der die über den Schädel demnächst folgen soll. Ich bemerke noch besonders, dass ich mein Augenmerk thatsächlich nur auf den Atlas und den Epistropheus und ihre Gelenke gerichtet habe, nicht aber die Entwickelung der Gesammtwirbelsäule mit allen sich daran knüpfenden Fragen behandeln wollte. Ausser der Entwickelung, soweit sie sich auf Grund des vorhandenen Materials feststellen liess, habe ich auch das Verhalten der genannten Theile im ausgebildeten Zustande mitgeschildert, wofür mir genügend Material zur Verfügung stand.

Die Arbeit gliedert sich in zwei Theile: einen ersten, der die Stadienbeschreibung giebt, und einen zweiten, in dem zuerst der Gang der Entwickelung zusammenhängend dargestellt und dann allgemeine und vergleichende Bemerkungen angefügt sind, letztere theils auf die bisherigen Literaturangaben, vor allem aber auf die vergleichende Morphologie der ersten Wirbel und des Kopfgelenkapparates bezüglich. Zum Schluss sind noch einige der wichtigsten Ergebnisse zusammengestellt.

Erster Theil.

Stadienbeschreibung.

Embryonen No. 40 und 41, dem Beutelei entnommen.

Die Embryonen No. 40 und 41 befinden sich bezüglich der uns interessirenden Theile ziemlich auf dem gleichen Stadium, die Serien ergänzen sich jedoch in sehr erwünschter Weise gegenseitig dadurch, dass die in Betracht kommenden Gegenden (vorderes Rumpfgebiet und Occipitalregion) in No. 40 quer, in No. 41 aber horizontal getroffen sind. Ich behandle daher beide Stadien gleichzeitig.

Die ersten Andeutungen von Skeletanlagen sind jetzt unterscheidbar im Gebiete des Rumpfes und der Occipitalregion des Kopfes; dagegen fehlen solche in den übrigen Theilen des Kopfes noch völlig. Die Chorda dorsalis liegt als ein auf dem Querschnitt rundlicher Zellstrang ventral von dem vorderen Theil des Rückenmarkes, krümmt sich, der Nackenkrümmung entsprechend, etwa in der Höhe des Abganges des (einer dorsalen Wurzel entbehrenden) N. spinalis I ventralwärts und läuft dann unter der Ventralfläche der Medulla oblongata weiter nach vorn. In der Umgebung des vordersten Rumpfabschnittes der Chorda dorsalis zeigt sich (Textfig. 1) eine regelmässige Wechselfolge von dunkleren (dichteren) und helleren (mehr lockeren) queren Gewebsplatten, ähnlich wie es Froriep (1886) für Rindsembryonen und A. Weiss (1901) für Rattenembryonen beschrieben haben. Die dunklen sind (in sagittaler Richtung) etwas breiter als die hellen. Beiderlei Scheiben werden von der Chorda dorsalis durchsetzt und sind nicht ganz genau quer gestellt, sondern von der Chorda aus nach beiden Seiten etwas caudalwärts abbiegend. Die hellen Partien finden ihre laterale Begrenzung durch die in dorso-ventraler Richtung verlaufenden Spinalnerven und Interprotovertebralarterien, dagegen schliessen sich an die lateralen Partien der dunklen Scheiben aufsteigende, auf dem Querschnitt rundliche Gewebsverdichtungen an, die etwa bis zu den ventralen Enden der Spinalganglien am Lateralumfang des Rückenmarkes in die Höhe steigen. Somit sind die dunklen Partien die primitiven Wirbelbogen Froriep's. Sie besitzen auf den Transversalschnitten (Serie 40) die Form flacher Hufeisen, deren Mittelstücke von der Chorda durchsetzt werden. Es muss noch hinzugefügt werden, dass die aufsteigenden Seitentheile derselben etwas stärker verdichtet sind als die von der Chorda durchsetzten Querscheiben, die A. Weiss, wohl nicht gerade sehr glücklich, als „Horizontalplatten“ bezeichnet. Von dem Rückenmark werden die primitiven Wirbelbogen durch eine sehr dünne Schicht lockeren Gewebes getrennt.

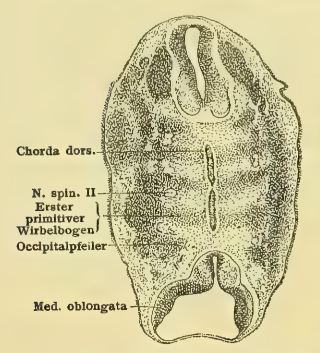


Fig. 1. Horizontalschnitt durch die drei vordersten „primitiven Wirbelbogen“. Serie 41, Objtr. 1, Reihe 6, Schnitt 3. Vergr. 27:1.

Ueber die zwischen den primitiven Wirbelbogen gelegenen hellen Querscheiben ist besonders zu bemerken, dass sie (im Gegensatz zu dem von Froriep beschriebenen Verhalten bei Rindsembryonen) sehr schmal sind (in sagittaler Richtung), und dass, wie die Serie 41 am besten zeigt, auch in ihnen das der Chorda direct anliegende Gewebe etwas verdichtet ist. Freilich betrifft die Verdichtung nur wenige Zellreihen, die einen dünnen perichordalen, von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehenden Belag bilden (Textfig. 1).

Die Zählung der geschilderten Wirbelanlagen hat nach den Spinalnerven zu erfolgen. Vor dem N. spinalis III liegt der zweite, vor dem N. spinalis II der erste primitive Wirbelbogen. Diesem folgt cranialwärts wieder ein allerdings sehr schmales helles Gebiet, das von der Chorda dorsalis durchsetzt wird, und in dem die Chorda ihre der Nackenkrümmung entsprechende Biegung ventralwärts macht. Seitlich zieht der nur durch die ventrale Wurzel repräsentirte N. spinalis I mit seiner Interprotovertebralarterie durch das lockere Gewebe hindurch.

Vor dem eben genannten lockeren Gewebe folgt nun noch eine weitere, den Wirbelbogen ähnlich gestaltete Anlage, die der Occipitalregion. Ihre seitlichen Schenkel (Occipitalpfeiler) steigen zwischen dem N. spinalis I und dem Hypoglossus jeder Seite auf und bestehen aus erheblich dichterem Gewebe als die mediale Partie, die ventral von der Chorda am dicksten und auch am dichtesten ist, während sie in der unmittelbaren Umgebung der Chorda aus mehr lockerem Gewebe besteht.

Somit entspricht das Verhalten der Anlage des Axenskelets auf diesen Stadien dem primitiven Zustand Froriep's.

Beutelembryonen No. 42 und 43.

Auch die Stadien 42 und 43 kann ich zusammen behandeln, da sie kaum Unterschiede zeigen. In der Hauptsache halte ich mich an Serie 42, die wesentlich kräftiger gefärbt ist und somit Einzelheiten besser erkennen lässt.

Gegenüber den Stadien 40 und 41 zeigen die beiden vorliegenden Embryonen merkliche Fortschritte. Die beiderseitigen aufsteigenden Theile des *zweiten primitiven Wirbelbogens*, die früher ein gleichmässig dunkles Aussehen darboten, lassen jetzt in ihrem Inneren eine leichte Aufhellung erkennen als Zeichen des ersten Anfanges der Verknorpelung, sind aber im Uebrigen gerade durch ihr dichteres Gefüge gegen die zu ihnen gehörige Querscheibe abgrenzbar. Für die Erkennung der Verhältnisse im Gebiete der letzteren ist die Schnittrichtung der Serien (etwa horizontal) nicht günstig, doch lässt sich so viel sagen, dass das Gewebe derselben dorsal von der Chorda ziemlich dicht, in der unmittelbaren Umgebung derselben wesentlich lockerer, und in einigem Abstand ventral von der Chorda wieder erheblich dichter ist (Textfig. 2). Der Mangel von Sagittalserien verhindert eine genaue Controle dieser Verhältnisse, so dass ich es unentschieden lassen muss, ob der stärker verdichteten Partie im ventralen Gebiet der Querscheibe die Bedeutung einer hypochordalen Spange, wie Froriep sie für Rindsembryonen beschrieben hat, zukommt. Doch wäre das immerhin möglich. Mit der stärker verdichteten Partie hängt ein lateral- und etwas dorsalwärts gerichteter kurzer Fortsatz von verdichtetem Gewebe zusammen, der an seinem lateralen Ende mit der Wurzel des aufsteigenden Bogenschenkels in Continuität steht: die Anlage des *Rippenrudimentes*. Dorsal von ihm (zwischen ihm und der Seitenfläche der dunklen Querscheibe) ist jetzt eine Anastomose zwischen den beiden Interprotovertebralarterien gelegen, die vor und hinter dem zweiten primitiven Wirbelbogen verlaufen. Bekanntlich kommt durch diese Anastomosenbildungen die A. vertebralis zu Stande (Textfig. 2 links).

Fig. 2. Schnitt durch die Anlagen der vordersten Wirbel. Der Schnitt trifft die ventralsten Partien der zu den beiden ersten Wirbeln gehörigen Querscheiben nebst den Rippenrudimenten. Die (vom Beschauer) linke Seite ist etwas höher dorsal getroffen, daher erscheint hier die A. vertebralis im Schnitt. Serie 42, Objtr. 1, Reihe 12, Schnitt 7. Vergr. 27:1.

Cranialwärts von den geschilderten Theilen der zweiten Wirbelanlage folgt dann in der Umgebung der Chorda eine in sagittaler Richtung schmale helle (lockere) Querscheibe, und auf diese die Anlage des *ersten Wirbels*, die der des zweiten sehr ähnlich ist. Auch hier zeigt der obere Theil des aufsteigenden Bogenschenkels, der vor dem Ganglion des zweiten Spinalnerven liegt, den Beginn einer Aufhellung, und auch hier werden die ventralen Enden der im Uebrigen durch ihre dichte Structur und dunkle Färbung ausgezeichneten Bogen durch eine ebensolche Gewebspartie unter einander verbunden, die in einiger Entfernung ventral von der Chorda von einer Seite zur anderen zieht. Diese als *hypochordale Spange* des ersten Wirbels zu bezeichnen, ergiebt sich als berechtigt aus einem Vergleich mit späteren Stadien. Die in der Umgebung der Chorda gelegene Gewebsmasse, die lateral von den ventralen Enden der Bogen und ventral von der hypochordalen Spange umfasst wird, zeigt einen mehr lockeren Charakter; nur dicht über der Chorda ist das Gewebe etwas stärker verdichtet, setzt sich jedoch auch hier scharf gegen den seitlich gelegenen Bogen ab. Nach dem Eindruck, den die Schnittbilder erwecken, sind sowohl diese lockere perichordale Partie wie die hypochordale Spange als Differenzirungen aus der ursprünglichen dunklen, zum ersten primären Wirbelbogen gehörigen Querscheibe hervorgegangen. Die hypochordale Spange verlängert sich jederseits lateral-

wärts in einen besonderen kurzen Fortsatz, über den die A. vertebralis hinwegtritt, und der somit wohl auch als Anlage eines Rippenrudimentes aufzufassen ist (Textfig. 2). Später geht er wieder zu Grunde.

Cranialwärts schliesst sich an die Anlage des ersten Wirbels die der Occipitalregion an, an der auch die zwei seitlichen aufsteigenden Theile (Occipitalpfeiler) und ein basaler mittlerer Abschnitt unterscheidbar sind. Auch hier zeigt das Gewebe in der directen Umgebung der Chorda einen mehr lockeren Charakter, abgesehen von einer leichten Verdichtung am Dorsalumfang der Chorda, während es in einiger Entfernung ventral von der Chorda eine etwas dichtere, ja sogar schon an Knorpel erinnernde Platte darstellt. In diese hypochordale Platte gehen die Seitentheile der Occipitalregion über. Die Abgrenzung der Occipitalanlage gegen die des ersten Wirbels ist sehr schwer und nur in den perichordalen Gebieten möglich. Hier ist sie angedeutet durch eine (in Folge der dunkler gefärbten Kerne) etwas dunklere Linie, die jederseits von der Chorda aus schräg lateral- und etwas caudalwärts gegen die Stelle hin zieht, wo der erste Spinalnerv und die ihn begleitende Interprotovertebralarterie liegen (Textfig. 3). Die Krümmung, die die Chorda beim Uebertritt aus der ersten Wirbelanlage auf die Anlage der Schädelbasis macht, kann noch nicht sehr stark sein, da einige Schnitte (s. Textfig. 3) den Chordalängsschnitt zugleich in beiden genannten Gebieten zeigen.

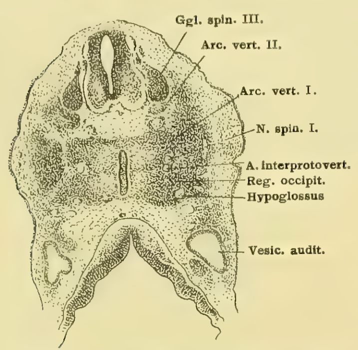


Fig. 3. Schnitt durch die Anlagen der Occipitalregion und des ersten Wirbels. Serie 42, Objtr. 1, Reihe 10, Schnitt 1. Vergr. 27:1.

Beutelembryo No. 43a.

Der Anschluss der Verhältnisse des Embryo 43a an die von 42 und 43 ist sehr schwierig, einerseits wegen des wenig guten Erhaltungszustandes, andererseits wegen der ganz anderen Schnittrichtung: die ersten Wirbel sind ziemlich genau quer getroffen, so dass die Grenzen der einzelnen Anlagen in dem perichordalen Gebiet nicht deutlich feststellbar sind. Ein Fortschritt gegenüber dem vorigen Stadium besteht darin, dass jetzt in der vorderen Rumpfregion und der Occipitalregion zum ersten Mal wirklicher Knorpel erkennbar ist.

Die Partien, die ich mit diesem Namen zu bezeichnen mich berechtigt glaube, sind in den mit Karmin gefärbten Schnitten bei schwacher Vergrösserung durch die helle Färbung von der Umgebung unterschieden, ein Moment, das damit zusammenhängt, dass die Kerne in grösseren Zwischenräumen von einander stehen und durch Züge von ungefärbter Substanz getrennt werden. Mit starken Vergrösserungen erkennt man vielfach um die Kerne herum eine schmale Zone, die sich durch besondere Helligkeit von der anschliessenden Grundsubstanz absetzt und nach ihrem ganzen Aussehen nichts anderes sein kann als ein Spaltraum, der den Kern von der Grundsubstanz trennt. Das heisst also doch wohl, dass die Kerne in Höhlen einer festen Grundsubstanz liegen, dass wir also berechtigt sind, schon jetzt von wirklichem Knorpel, allerdings ganz jungen Alters, zu sprechen. Sehr ausgedehnt sind diese knorpeligen Partien zur Zeit noch nicht; sie gehen an ihrer Peripherie in nicht-knorpelige über, die entweder durch ganz lockeres embryonales Bindegewebe oder durch ein Gewebe hergestellt werden, in dem die Kerne dicht gehäuft liegen, sich entweder gegenseitig berühren (scheinbar wenigstens) oder durch schmale Zwischenräume getrennt werden, in denen nichts auf das Vorhandensein einer festeren Grundsubstanz hinweist. Die letzteren Partien heben sich durch ihre dunklere rothe Färbung von den lockeren Gewebsmassen sowie von den bereits verknorpelten Theilen ab.

An jedem der beiden ersten Wirbel ist jetzt ein besonderer Körperabschnitt zu unterscheiden, der sich im ersten Stadium der Verknorpelung befindet und rostral wie caudal an lockere Gewebsgebiete stösst. Allerdings ist eine scharfe Abgrenzung dieser verschiedenen Gebiete nicht möglich, da sie alle rein transversal (senkrecht zur Chorda dorsalis) getroffen sind, und der Unterschied ihres Gewebscharakters sehr

gering ist. Viel leichter ist die Abgrenzung gegenüber den ebenfalls in der Verknorpelung begriffenen aufsteigenden Bogenabschnitten. Der Mangel an Horizontal- oder Sagittalserien macht es auch unmöglich, den Antheil genau festzustellen, den die früher vorhandenen zweierlei Querscheiben, die hellen und die dunklen, an der Herstellung der Wirbelkörper haben, doch will es mir scheinen, dass die letzteren wesentlich aus den früheren dunklen, den „primitiven Wirbelbogen“ angehörenden Querscheiben hervorgegangen sind.

Das Körpergebiet des zweiten Wirbels, von der Chorda dorsalis durchsetzt, ist auf dem Querschnitt quer-rechteckig gestaltet, mit abgerundeten Ecken. Den niedrigen Seitenflächen sitzen die aufsteigenden Wirbelbogen an, die zwischen den Ganglien des 2. und 3. Spinalnerven jederseits etwa bis zum Niveau des dorsalen Umfanges dieser Ganglien emporreichen. Bogen und Körper, die beide im Beginn der Verknorpelung stehen, werden durch Zonen von Gewebe verbunden, das in Folge der dichteren Häufung der Kerne dunklere röthliche Färbung zeigt. Die Bogen und die Körper verknorpeln also selbständig und unabhängig von einander. Ventral von dem caudalen Abschnitt des Wirbelkörpers, und durch eine schmale lockere Gewebszone von ihm getrennt, zieht ein etwas dichterer Gewebszug quer von einer Seite auf die andere — vielleicht ein Rest einer hypochordalen Spange. Sicheres vermag ich darüber nicht zu sagen. Das Rippenrudiment stellt noch eine etwas dunkler gefärbte, weil dichtere platte Gewebsspange dar, die derart schräg gestellt ist, dass sie eine Fläche ventral-lateralwärts, die andere dorsal-medialwärts kehrt. An ihrer medial-ventralen Kante hängt sie mit der Seitenfläche des Wirbelkörpers nahe der ventralen Kante und mit der eben erwähnten queren Gewebsspange zusammen, an ihrer lateral-dorsalen Kante mit der Wurzel des aufsteigenden Theiles des Wirbelbogens. Zwischen dem Rippenrudiment und der Seitenfläche des Wirbelkörpers verläuft die Arteria vertebralis.

Verfolgt man die Serie von dem Bereich des zweiten Wirbelkörpers aus weiter cranialwärts, so gelangt man in ein ebenfalls von der Chorda durchsetztes Gewebsgebiet, das etwas dunkler aussieht, weil in ihm die Zellen dichter liegen. Es ist die trennende Zwischenscheibe zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper. Ihr folgt cranialwärts die Anlage des ersten Wirbelkörpers, die ebenfalls circulär die Chorda dorsalis umgiebt und sich im Beginn der Verknorpelung befindet, daher ein helles Aussehen darbietet. Sie verjüngt sich nach vorn hin und wird in der vorderen Hälfte, zu beiden Seiten und ventral, von der hypochordalen Spange umfasst, die noch eine dicke Schicht verdichteten Gewebes darstellt, daher ein dunkleres Aussehen besitzt als das Körpergebiet. Deutlichen Knorpelcharakter zeigen dagegen schon die beiden aufsteigenden Bogen des ersten Wirbels, die sich an die Seitenschenkel der hypochordalen Spange anschliessen, aber eben durch den verschiedenen Gewebscharakter scharf von ihr abgesetzt sind. Sie reichen jetzt etwa bis zum Niveau des Dorsalumfanges des Ganglion N. spinalis II jeder Seite, vor dem sie liegen, in die Höhe. Von dem Wirbelkörper sind sie durch ihre dichtere Structur unterschieden. Von dem ventralen Ende eines jeden Bogens springt ein kurzer Gewebszapfen lateralwärts vor: die erste Anlage des Querfortsatzes. Ein von ihm aus medial- und ventralwärts gegen die hypochordale Spange gerichteter und von dieser durch die A. vertebralis getrennter verdichteter Gewebszug ist wohl als letzte Andeutung des Rippenrudimentes zu betrachten, doch ist er in Folge des mangelhaften Erhaltungszustandes der Serie nur undeutlich erkennbar.

Die ventralen Abschnitte der aufsteigenden Bogenschenkel sind ziemlich breit (in sagittaler Richtung) und dehnen sich cranialwärts bis an die aufsteigenden Theile der Occipitalregion aus, auf diese Weise die seitlichen Begrenzungen für das Raumgebiet abgebend, das sich zwischen der Anlage des ersten Wirbelkörpers und der Schädelbasis findet. Dieses Raumgebiet wird von im Ganzen lockerem Gewebe eingenommen und in seiner dorsalen Hälfte von der Chorda dorsalis durchsetzt, in deren nächster Umgebung das Gewebe namentlich dorsal, schon etwas stärker verdichtet ist. Die epichordale Gewebspartie folgt der Chorda auch

auf die bereits knorpelige occipitale Schädelbasis und geht dann in das Perichondrium derselben über. Von der Occipitalanlage sind jetzt ausser der basalen hypochordal gelagerten Platte auch die beiden Bogentheile (die Occipitalpfeiler) verknorpelt, und alle drei Theile stehen unter einander in Homocontinuität; die Stellung der Kerne deutet darauf hin, dass Bogen und Platte selbständig verknorpelten. Der Mitte der Platte liegt, wie geschildert, die Chorda dorsalis auf.

Das Vorhandensein einer ziemlich ausgedehnten Gewebspartie zwischen dem ersten Wirbelkörper und der Occipitalanlage steht dem im vorigen Stadium beschriebenen Zustand unvermittelt gegenüber. Zum Verständniss wäre reichlicheres Material nöthig.

Die Chorda dorsalis durchsetzt die Anlage des zweiten Wirbelkörpers, die intervertebrale Masse zwischen dieser und der Anlage des ersten Wirbelkörpers, dann die Anlage des ersten Wirbelkörpers selbst, endlich die lockere Gewebsmasse, die sich an die letztere anschliesst. Aus dieser tritt sie dann auf die Dorsalfläche der Schädelbasis. In allen den genannten Abschnitten des Rumpfskeletes erscheint sie auf den Serienschnitten innerhalb eines Kanales, von dessen Wandung sie sich zurückgezogen hat. Mit starken Vergrösserungen sieht man, dass der Kanal innen von einer einfachen Schicht platter Zellen ausgekleidet ist. Es scheint mir, dass diese als Chordascheide aufgefasst werden muss, die mit dem umgebenden (perichordalen) Gewebe, mag es nun bereits Knorpel oder nicht verknorpelt sein, fest verbunden ist. Der Inhalt des Chordakanales, der sich von den Wandungen des letzteren zurückgezogen hat, wäre danach nur die Chorda ohne ihre Scheide. Beim Uebertritt aus dem occipito-vertebralen Zwischengewebe auf die Schädelbasis macht die Chorda eine stärkere Knickung als früher, da der Winkel, den die Schädelbasis mit der Axe des vordersten Wirbelsäulenabschnittes (der Nackenkrümmung entsprechend) bildet, kleiner geworden ist.

Beutelembryo No. 44.

Im Stadium 44 zeigt sich die Knorpelbildung erheblich vorgeschritten; in den karminisirten Schnitten heben sich die knorpeligen Partien durch ihre helle Färbung gut ab, zudem sind sie jetzt an den meisten Stellen durch ein deutliches Perichondrium scharf gegen die Umgebung begrenzt. Die vorderen Wirbel sind in der Serie quer getroffen.

Zweiter Wirbel. Der Körper des zweiten Wirbels ist jetzt gut verknorpelt (Textfig. 4—7). Die Chorda, die ihn durchsetzt, erscheint auf den Querschnitten durch seinen caudalen Abschnitt näher dem dorsalen, auf den vorderen Schnitten dagegen näher dem ventralen Umfang, ein Verhalten, das sich durch die schräge Lage der vorderen und hinteren Grenzfläche des Körpers und der anschliessenden trennenden Querscheiben erklärt. Freilich stehen mir Sagittalserien durch *Echidna*-Embryonen nicht zur Verfügung, doch kann wohl keine Frage sein, dass die Dinge sich bei den letzteren im Wesentlichen ebenso verhalten, wie es A. Weiss (1901) für die Ratte geschildert und abgebildet hat (z. B. Taf. XXXVIII, Fig. 5), d. h. dass die trennenden Querscheiben schräg gelagert sind, mit einer Neigung von rostral und dorsal nach caudal und ventral. Bei dieser Lagerung muss sich das ergeben, was die *Echidna*-Serie 44 thatsächlich zeigt: von den etwa senkrecht zur Rumpfchorda geführten Schnitten treffen die caudaleren nur den hypochordalen, die cranialen dagegen nur den epichordalen Theil des Wirbelkörpers (vergl. Textfig. 4 mit Textfig. 7). Die Chorda dorsalis liegt in dem starrwandigen von dem knorpeligen Körper gebildeten Kanal und hat sich von den Wänden desselben etwas zurückgezogen; cranial tritt sie dann aus ihm heraus in das lockere Gewebe, das den ersten Wirbelkörper vom zweiten trennt, wo sie sich etwas erweitert. Die Bogen des zweiten Wirbels sind nun auch gut verknorpelt und hängen continuirlich knorpelig mit dem Körper zusammen, doch sind die früheren Grenzen noch an der Structur des Gewebes (das Knorpelgewebe im Gebiet der alten Grenzzone zeigt noch dichter stehende Kerne, also weniger Grundsubstanz) und durch eine Einziehung des Contours erkennbar (Textfig. 6 und 7). Die knorpeligen Bogen reichen zwischen den Ganglien des zweiten und dritten Cervicalnerven bis über die Höhenmitte des Rückenmarkes empor, erreichen jedoch den dorsalen Umfang

noch nicht (Textfig. 9). Ihre dorsale Fortsetzung ist eine kurze Strecke weit als Gewebsverdichtung vorgebildet.

Mit einem kurzen, lateralwärts gerichteten Auswuchs der Bogenwurzel (Querfortsatz) ist das lateral- und dorsalwärts gerichtete laterale Ende des nunmehr knorpeligen Rippenrudimentes verbunden, dessen mediales (zugleich ventralwärts gerichtetes) Ende in die caudale Hälfte des Wirbelkörpers übergeht. An letzterer Stelle besteht knorpelige Continuität, doch ist an der Stellung der Kerne noch eine Grenze erkennbar. Zwischen dem Querfortsatz und dem Rippenrudiment ist die knorpelige Vereinigung noch nicht

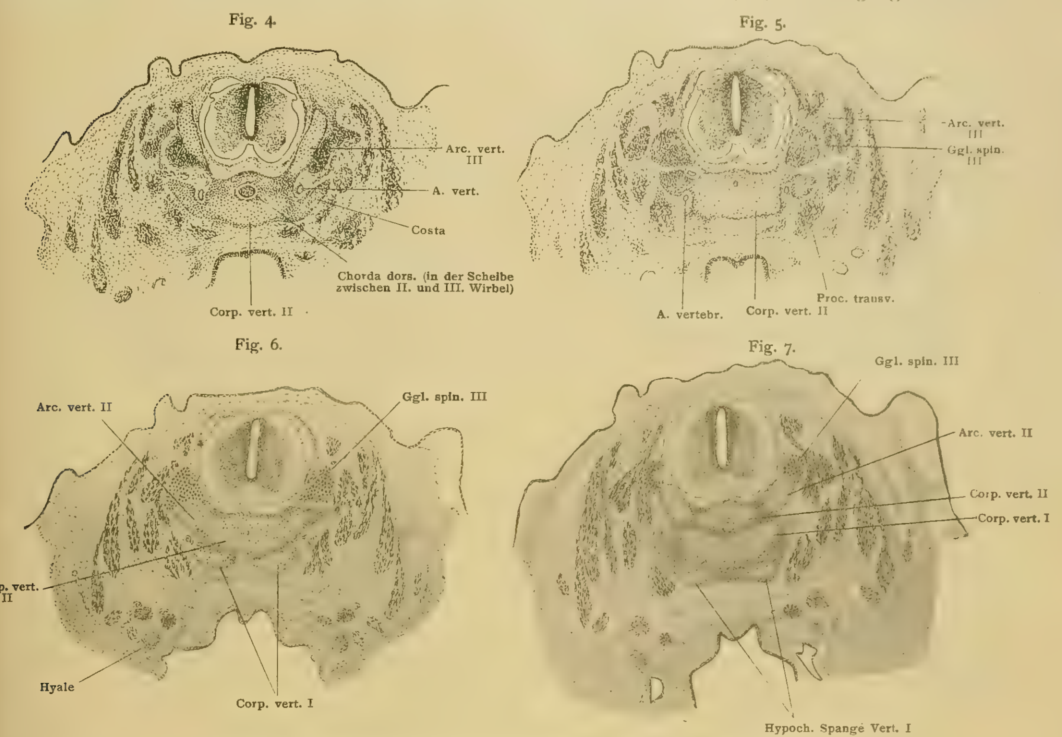


Fig. 4. Schnitt durch den hintersten Theil des zweiten Wirbels und die trennende Scheibe zwischen ihm und dem dritten Wirbel. No. 44, Objtr. 4, Reihe 4, Schnitt 2. Vergr. 27 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch den mittleren Theil des zweiten Wirbels. No. 44. Objtr. 4, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 27 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch den vordersten Theil des zweiten Wirbels. No. 44, Objtr. 4, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. 27 : 1. Der Wirbel ist ziemlich genau quer getroffen. Beachte die zwei Fortsätze, in die der Körper des ersten Wirbels caudal ausläuft.

Fig. 7. Schnitt durch den vordersten Theil des zweiten, der Körper und die hypochordale Spange des ersten Wirbels. Serie 44, Objtr. 4, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 27 : 1. Auch dieser Schnitt liegt, zwar nicht genau, aber doch annähernd senkrecht zur Chorda dorsalis; der Umstand, dass auch der vorderste Theil des zweiten Wirbels noch getroffen ist, erklärt sich hauptsächlich aus der Schräglage der Intervertebralscheibe zwischen diesem und dem ersten Wirbel. Beachte die zwei Knorpelcentra der hypochordalen Spange.

so innig. Jedenfalls scheint die Verknorpelung des Rippenrudimentes selbständig erfolgt zu sein (Textfig. 4 und 5).

Erster Wirbel. Aus dem Körper des zweiten Wirbels tritt die Chorda cranialwärts in die anschliessende lockere Gewebsscheibe (Textfig. 7) und dann in den Körper des ersten Wirbels (Textfig. 8—11), der gegen früher erheblich an Länge zugenommen hat. Auch er ist gut verknorpelt, und es

wiederholt sich in ihm dasselbe Verhalten wie beim zweiten Wirbel: die caudalen Schnitte zeigen die Chorda dorsal, die cranialen dagegen ventral in dem knorpeligen Körper. Dass die Schnitte, die die Chorda auf ihrem Verlauf durch die trennende Scheibe treffen, ventral von der Chorda den Körper des ersten, dorsal von ihr den des zweiten Wirbels zeigen (Textfig. 7), erklärt sich aus dem, was oben über die Lagerung dieser Scheiben gesagt wurde. Aus demselben Moment ergiebt sich das Verständniss für Textfig. 6, die den caudalsten Abschnitt des ersten Wirbelkörpers am Ventralumfang des zweiten zeigt. Bemerkenswerth ist, dass der erste Wirbelkörper, wie die Figur illustrirt, hier nicht mit einer einfach quer

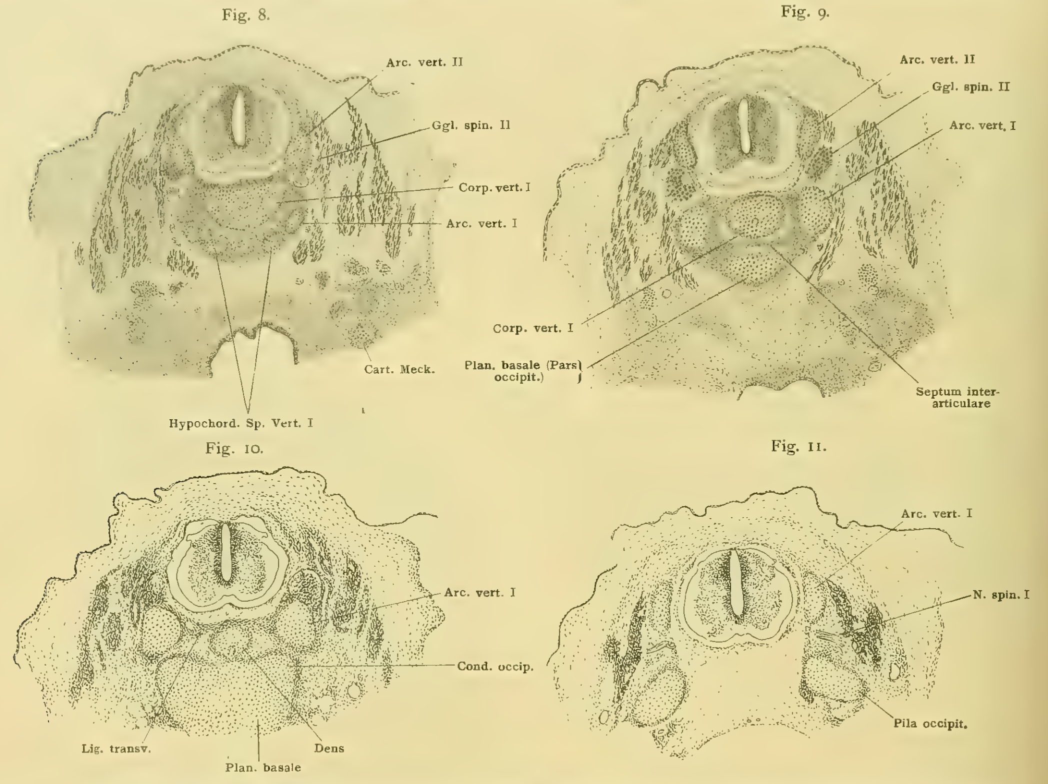


Fig. 8. Schnitt durch den Körper, die hypochordale Spange und die Wurzeln der Bogen des ersten Wirbels. Serie 44, Objtr. 3, Reihe 8, Schnitt 7. Vergr. 27 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch den vordersten Theil des ersten Wirbelkörpers (Dens), die Bogen des ersten Wirbels und den hintersten Theil der Schädelbasis. Serie 44, Objtr. 3, Reihe 7, Schnitt 6. Vergr. 27 : 1. Der erste Wirbelkörper ist noch quer, die Schädelbasis horizontal getroffen, da sie mit der Wirbelsäule einen etwa rechten Winkel bildet.

Fig. 10. Schnitt durch die Schädelbasis, die Bogen des ersten Wirbels und den Dens epistrophei. No. 44, Objtr. 3, Reihe 6, Schnitt 1. Vergr. 27 : 1. Die Schädelbasis ist annähernd horizontal getroffen; die hinteren seitlichen abgerundeten Ecken sind die Anlagen der Condyli occipitales.

Fig. 11. Schnitt durch die oberen Abschnitte der Occipitalpfeiler und der Bogen des ersten Wirbels. No. 44, Objtr. 3, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. 27 : 1.

verlaufenden Begrenzungslinie aufhört, sondern in zwei flache Vorsprünge ausläuft. Cranialwärts verjüngt sich der Körper des ersten Wirbels, und zwar von seinem ventralen und lateralen Umfang her, während der dorsale Umfang auch des vordersten Stückes in gleicher Flucht mit dem des übrigen Körpers bleibt (Textfig. 8—10). Man kann somit wohl schon jetzt mit Froriep sagen, dass der craniale verjüngte Theil

des ersten Wirbelkörpers, der den späteren Dens epistrophei bildet, wie ein Zapfen dem hinteren breiteren Theil ansitzt, der ventral- und besonders lateralwärts „gesimsförmig" vorspringt. Die bemerkenswertheste Veränderung gegen früher besteht in der starken Verlängerung, die der erste Wirbelkörper in cranialer Richtung erfahren hat: der zapfenförmige Fortsatz reicht mit seiner Spitze bis auf die Dorsalfläche der Schädelbasis. Dieser vordere Theil muss aus der Verknorpelung des im vorigen Stadium noch indifferenten perichordalen Gewebes hervorgegangen sein, das vor dem ersten Wirbelkörper die Chorda bis auf die Schädelbasis begleitete, und es könnte so die Frage erörtert werden, ob er überhaupt noch dem ersten Wirbelkörper und nicht vielmehr schon dem Occipitalskelet zugezählt werden muss. Dieser Punkt wird noch im zweiten Theil genauer zur Sprache kommen. Aus den Schnittbildern (Textfig. 9 und 10) geht deutlich hervor, dass die Längsaxe des Dens mit der der Schädelbasis jetzt einen sehr starken Winkel bildet, dessen Grösse bei dem Fehlen von Sagittalserien allerdings nicht genau bestimmbar ist. Doch dürfte er nur wenig mehr als einen Rechten betragen. Die entsprechende Knickung muss demnach auch die Chorda machen, die aus der Spitze des Dens (am ventralen Umfang desselben) auf die Dorsalfläche der Basalplatte des Craniums tritt.

Ventral- und lateralwärts begrenzt sich der erste Wirbelkörper mit einer von rechts nach links einheitlich convexen Fläche, die sich auch auf seinen vordersten verjüngten Theil und den Dens fortsetzt (Textfig. 7—9). Am Uebergang des hinteren breiteren Theiles des Wirbelkörpers in den vorderen verjüngten Theil blickt diese Fläche naturgemäss zum Theil auch cranialwärts. Ihr hinterer Abschnitt wird seitlich von den ventralen Theilen der Bogen des ersten Wirbels, und ventral von der hypochordalen Spange, die sich jetzt in der Verknorpelung befindet, umfasst (Textfig. 7 und 8) und von dieser nur durch eine dünne Schicht lockeren Gewebes getrennt; weiter cranialwärts liegt ihr nur eine dickere Bindegewebsmasse an, die dem Dens bis an die Schädelbasis folgt und lateral durch die Bogen des ersten Wirbels begrenzt wird (Textfig. 9, 10). In dieser Bindegewebsmasse macht sich jedoch eine stärker verdichtete Platte bemerkbar, die die hypochordale Spange in dorsal-cranialer Richtung fortsetzt und lateral auch bis an die Bogen des ersten Wirbels reicht (Textfig. 9). Sie liegt hauptsächlich vor dem cranialwärts blickenden Theil der ventralen Begrenzungsfläche des ersten Wirbelkörpers und trennt diese von dem caudalen Rand der Schädelbasis. Von diesem wird sie selbst, wie Textfig. 9 zeigt, durch eine lockere Gewebszone getrennt. Gegen die Spitze des Dens hört sie auf, unterscheidbar zu sein. Die geschilderte Platte ist die Anlage des späteren Septum interarticulare zwischen dem Atlanto-epistrophical- und dem Atlanto-occipitalgelenk und wahrscheinlich aus dem dorsalen Abschnitt der Anlage der hypochordalen Spange hervorgegangen.

Auf der Dorsalfläche des ersten Wirbelkörpers findet sich eine im Allgemeinen nur dünne bedeckende Gewebsschicht, die jedoch auch schon gewisse locale Differenzirungen erkennen lässt. So beginnen sich über dem verjüngten vorderen Theil des Körpers die kräftigen Querfasern des Lig. transversum, jederseits an den Bogen des ersten Wirbels auslaufend, zu differenziren (Textfig. 10), und von der vordersten Spitze des Dens aus ordnen sich die Bindegewebselemente zur Bildung der kräftigen Ligg. alaria, die auf die Dorsalfläche der Basis der Occipitalregion, nahe dem hinteren Rande, lateralwärts ausstrahlen. Von ihnen bedeckt, tritt die Chorda aus dem vordersten mehr cylindrisch gestalteten Theil des Dens auf die Basalplatte des Craniums.

Die Bogen des ersten Wirbels sind gut verknorpelt und reichen jederseits zwischen den beiden ersten Cervicalnerven etwas über die Höhenmitte des Rückenmarkes empor, aber noch nicht bis zum dorsalen Umfang (Textfig. 11). An diesem ist nur eine schwache Gewebsverdichtung bemerkbar. Das ventrale Ende jedes Bogens liegt dem Lateralumfang des hinteren Theiles des ersten Wirbelkörpers

ziemlich eng an, bleibt aber von diesem durch eine dünne Schicht Bindegewebe getrennt; das Knorpelgewebe dieses ventralen Endes des Bogens zeigt jugendlicheren Charakter als das des übrigen Bogenabschnittes. Auch dem Occipitalpfeiler liegt die ventrale Hälfte des Bogens sehr nahe (Textfig. 10); die dorsale Hälfte entfernt sich dagegen von jenem, da sie caudalwärts abbiegt (Textfig. 11). Hier tritt der N. cervicalis I zwischen dem Occipitalpfeiler und dem ersten Wirbelbogen aus dem Wirbelkanal heraus lateralwärts. Auch in der hypochordalen Spange macht sich jetzt Knorpelbildung bemerkbar, und zwar in zwei lateral von der Mittellinie gelegenen Herden, die unter sich und mit den ventralen Enden der beiden Bogen des ersten Wirbels durch noch nicht völlig verknorpeltes Gewebe verbunden werden (Textfig. 8). Wie schon geschildert, schliesst sich an diese in der Verknorpelung begriffene Partie der hypochordalen Spange eine verdichtete Bindegewebsplatte, die Anlage des späteren Septum interarticulare, an, die wahrscheinlich aus dem dorsalen Theil der Anlage der „hypochordalen Spange“ hervorgegangen ist.

Chorda dorsalis. Um auch noch der Chorda zu gedenken, so liegt dieselbe innerhalb der Wirbelkörper und der trennenden Zwischenscheiben in dem Chordakanal, dessen innere Begrenzung noch durch eine Zellschicht mit platten, concentrisch zum Kanallumen gestellten, Kernen gebildet wird. Innerhalb der knorpeligen Wirbelkörper setzt sich diese Schicht aber durch nichts von dem übrigen Knorpel ab, sie ist also ebenfalls verknorpelt.

Beutelembryonen No. 45 und 45a.

Von den beiden Embryonen, die die Bezeichnungen No. 45 und „etwa wie 45“ tragen (wofür ich kurz 45a sagen werde), ist 45a in Bezug auf die Entwickelung des Knorpels nur wenig weiter entwickelt als 44, während in 45 die Knorpelbildung schon beträchtlichere Fortschritte erkennen lässt. Dagegen ist letztere Serie in Bezug auf Erhaltungszustand und Färbung weniger gut, wodurch die Erkennbarkeit mancher Einzelheiten erschwert oder unmöglich wird. Wo nichts Besonderes bemerkt ist, gilt die nachfolgende Schilderung für beide Stadien.

Am zweiten Wirbel sind die Grenzen der Bogen und des Körpers immer noch erkennbar; die beiderseitigen Bogen sind dorsal noch nicht vereinigt. Die Chorda ist in dem Körper noch nachweisbar. Das Rippenrudiment ist gegen den Körper wie gegen den sehr kurzen Querfortsatz noch durch Zonen jüngeren Knorpels abgesetzt; es stellt eine Knorpelplatte dar, die ihre eine Fläche ventral-lateral, die andere dorsal-medial kehrt. Die frühere trennende Scheibe zwischen den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels beginnt, zunächst in der Umgebung der Chorda, zu verknorpeln: es leitet sich so die Verschmelzung der beiden Wirbelkörper ein. Die Chorda selbst zeigt in der genannten Scheibe eine geringe Anschwellung.

Am Körper des ersten Wirbels ist der hintere breitere Theil von dem vorderen verjüngten (Dens) zu unterscheiden; letzterer, der auch noch von der Chorda dorsalis durchsetzt wird, ist bis auf den hinteren Abschnitt der Schädelbasis zu verfolgen.

Die beiden Bogen des ersten Wirbels werden durch die knorpelige hypochordale Spange unter einander verbunden; die Grenzen der ursprünglichen Componenten des nunmehrigen Atlas (zwei dorsale Bogen, zwei Centra der hypochordalen Spange) sind an dem jüngeren Charakter des Knorpels noch erkennbar. An den Bogen des ersten Wirbels setzt sich jetzt die ventrale Hälfte noch beträchtlicher als früher gegen die dorsale Hälfte ab. Sie ist erheblich breiter (in sagittaler Richtung) als diese, und als besonderer lateral gerichteter Auswuchs beginnt an ihr der Querfortsatz zu verknorpeln. So kann sie jetzt als Massa lateralis der dorsalen Bogenhälfte gegenübergestellt werden. Dem Occipitalpfeiler liegt die

Massa lateralis eng an, nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt, in der auf Stadium 45 a streckenweise sogar schon ein Spaltraum als erster Anfang der Gelenkspaltenbildung (Artic. atlanto-occipitalis) vorhanden ist. Eine besondere Gelenkfläche ist jedoch noch nicht ausgebildet, die Contouren der Massa lateralis passen sich denen des Occipitalpfeilers (dessen Hinterrand als Condylus occipitalis vorgewölbt ist) noch nicht an. Die Serie 45, die an anderen Stellen bereits eine etwas weitere Entwickelung zeigt, lässt diesen Spaltraum noch nicht mit Sicherheit erkennen; in zwei Schnitten, die ihn zeigen, könnte es sich um Artefacte handeln.

Die dorsale Hälfte eines jeden Atlasbogens, oberhalb der Massa lateralis, entfernt sich weiter von dem Occipitalpfeiler, da sie etwas caudalwärts abgebogen ist. In dem lockeren Zwischengewebe zwischen beiden Theilen tritt der N. cervicalis I aus dem Wirbelkanal heraus. Die dorsale Bogenhälfte erreicht den dorsalen Umfang des Wirbelkanals noch nicht ganz; die beiderseitigen sind über dem letzteren erst durch einen Zug verdichteten Gewebes unter einander verbunden.

Ueber die Verbindungen zwischen den beiden ersten Wirbeln und dem Cranium ist etwas Neues nicht zu bemerken.

Beuteljunges No. 46, eben geboren.

Die beiden ersten Wirbel zeigen gegenüber dem vorigen Stadium nur geringfügige Weiterbildungen. Am zweiten Wirbel sind die Grenzen der Bogen gegen den Körper nicht mehr überall deutlich, die Bogen erreichen jetzt den dorsalen Umfang des Wirbelkanals, greifen aber noch nicht auf diesen über. Die Chorda dorsalis ist in der caudalen Hälfte des Körpers streckenweise bereits verschwunden; cranialwärts tritt sie wieder auf. Die frühere Zwischenscheibe zwischen dem ersten und zweiten Wirbel ist theilweise verknorpelt, aber noch bestimmbar; die Chorda dorsalis ist in ihr erweitert. Der „durchbohrte Querfortsatz" ist fertig gebildet, die Grenzen seiner Componenten sind nicht mehr zu unterscheiden. Im Körper des ersten Wirbels, der jetzt somit schon theilweise mit dem des zweiten zusammengeflossen ist, lässt sich die Chorda, wenn auch sehr reducirt, noch erkennen. Sein vorderster Abschnitt ist als stark verjüngter Fortsatz (Dens) noch etwas weiter cranialwärts vorgewachsen und reicht, mit seinem cranialen Umfang dem Hinterrand der Schädelbasis angelagert, bis über die Dorsalfläche derselben empor. Seine Längsrichtung bildet mit der Längsrichtung der letzteren sicherlich einen sehr scharfen Winkel, dessen Grösse bei der angewandten Schnittrichtung nicht genau bestimmbar ist, doch scheint er sogar kleiner als ein Rechter zu sein. Die Chorda dorsalis zeigt demnach bei ihrem Uebertritt aus dem Dens auf die Schädelbasis eine sehr scharfe Knickung. Der Atlasring ist dorsal noch nicht geschlossen, im Uebrigen aber eine knorpelige Einheit. Am cranialen Umfang einer jeden Massa lateralis hat sich, entsprechend der Anlagerungsstelle an den Condylus des Occipitalpfeilers, eine pfannenförmige Verbreiterung gebildet, die sich dem hinteren abgerundeten Rande des Condylus von aussen anlegt; hinter dieser ist der Querfortsatz gut ausgebildet.

Zu sicheren Angaben über das Verhalten der Verbindungen zwischen den beiden ersten Wirbeln und dem Schädel ist der Erhaltungszustand der Serie in der fraglichen Gegend nicht geeignet. Eine Spaltbildung, von der nur nicht ganz sicher ist, wie weit sie als Kunstproduct betrachtet werden muss, findet sich zwischen dem ersten Wirbelkörper einerseits und den ihm anliegenden Theilen des Atlas (hypochordale Spange, Massae laterales) sowie dem Septum interarticulare andererseits. Letzteres, das der knorpeligen hypochordalen Spange dorsal aufsitzt, ist deutlicher geworden (s. nächstes Stadium). Auch zwischen den Massae laterales atlantis und den Condyli occipitales finden sich Spaltbildungen.

Beuteljunges No. 47.

Der Körper des ersten Wirbels ist jetzt mit dem des zweiten zu einer Einheit, dem Körper des Epistropheus, zusammengeflossen und bildet den ganzen vorderen Theil desselben. Die Lage der ursprünglichen Trennungsscheibe ist an einer starken Erweiterung der sonst sehr reducirten Chorda bestimmbar. Gegenüber den früheren Stadien hat der Körper des ersten Wirbels (also die nunmehrige craniale Hälfte des Epistropheus-Körpers) aber auch seine Gestalt etwas verändert: sein hinterer Theil hat sich stark in die Quere verbreitert und zeigt auf dem Querschnitt die Form eines queren Rechteckes, dessen Breite fast dreimal so gross ist als die Höhe (Textfig. 12). Um so schärfer setzt sich demzufolge von diesem Wirbelabschnitt vorn der zapfenförmig verjüngte Dens ab (Textfig. 13). Er wird an seiner Wurzel (ventral und lateral) von der cranialen Fläche des Körpers des Epistropheus umzogen, die sich caudalwärts auf die

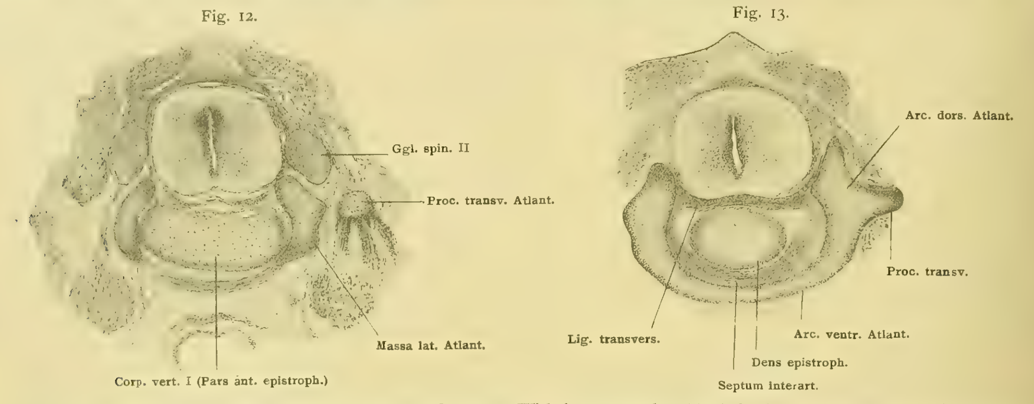


Fig. 12. Querschnitt durch den vom Körper des ersten Wirbels stammenden Abschnitt des Epistropheus und die Seitentheile des Atlanto-epistrophicalgelenkes. Serie 47, Objtr. 10, Reihe 4, Schnitt 1. Vergr. 27:1. Der Schnitt trifft die hintersten Abschnitte dieses Gelenkes, hinter dem ventralen Atlasbogen, von dem nur noch das Perichondrium getroffen ist.

Fig. 13. Querschnitt durch den Atlas, das Septum interarticulare und den Dens epistrophei. Serie 47, Objtr. 9, Reihe 6, Schnitt 3. Vergr. 27:1.

beiden Seitenflächen desselben fortsetzt (Fig. 12), und wie diese von dem Atlas umfasst wird (s. u.). Dabei ist besonders zu betonen, dass das Anlagerungsgebiet des Atlas am Epistropheus durchaus auf die craniale Hälfte des letzteren beschränkt bleibt, dass die Berührung zwischen beiden Wirbeln also nur zwischen Theilen des ursprünglichen ersten Wirbels zu Stande kommt: zwischen dem Körper einerseits und den beiden Bogenhälften und der hypochordalen Spange andererseits. — Die caudale, vom zweiten Wirbel stammende Hälfte des Körpers des Epistropheus zeigt ein ähnliches Querschnittsbild wie der verbreiterte Theil der cranialen Hälfte; mit ihr sind die beiden Bogenhälften homocontinuirlich verschmolzen. Zur dorsalen Vereinigung sind die letzteren noch nicht gelangt, doch lassen sie bereits den Beginn der Verknöcherung erkennen. Dem cranialen Umfang jedes Bogens liegt eine dünne perichondrale Knochenlamelle an, die sich auch etwas auf den medialen und den lateralen Umfang des Bogens fortsetzt. Der Knorpel unter ihr ist grossblasig und wenig gefärbt. Ueber den Querfortsatz ist etwas principiell Neues nicht zu berichten.

Vom Atlas ist vor allem anzuführen, dass seine Massae laterales sich auch in caudaler Richtung längs der Seitenflächen des ersten Wirbelkörpers (d. h. der nunmehrigen cranialen Hälfte des Epistropheus) ausgedehnt haben (Textfig. 12), so dass das Berührungsgebiet zwischen beiden Theilen nun ein viel beträchtlicheres geworden ist. Eine dünne Bindegewebsschicht trennt sie von einander. Die beiden Bogen-

hälften des Atlas sind dorsal noch unverbunden, doch finden sich auch auf ihnen schon, oberhalb der Massae laterales, perichondrale Knochenscheiden (Textfig. 14). Und zwar liegt jedem Bogen eine mediale und eine laterale Knochenlamelle an, die beide am vorderen wie am hinteren Umfang des Bogens in einander übergehen.

Das Verhalten des Atlas und des Septum interarticulare zum Epistropheus ist aus der Serie sehr schön erkennbar. Der ventrale Atlasbogen liegt dem breiten Theile des ersten Wirbelkörpers an (Textfig. 12 zeigt noch sein hinteres Perichondrium), nur durch eine dünne Bindegewebsschicht von diesem getrennt; dagegen bleibt zwischen dem genannten Bogen und der Unterfläche des Dens wegen der Verjüngung des letzteren ein grösserer Zwischenraum (Textfig. 13). Durch diesen erstreckt sich das Septum interarticulare,

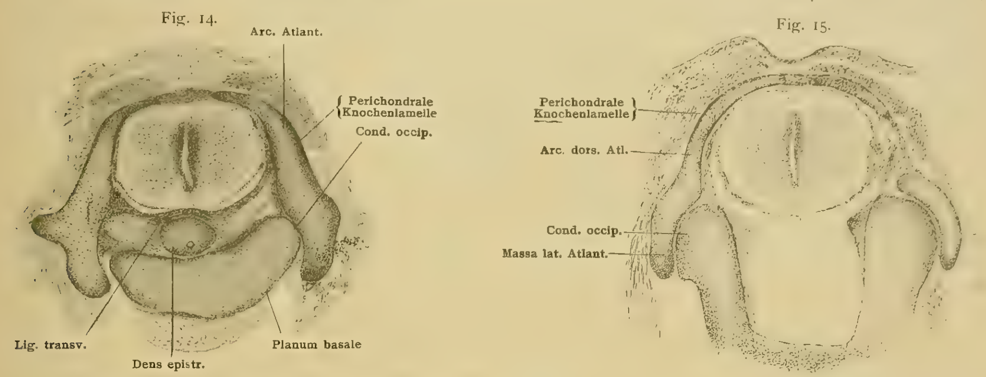


Fig. 14. Schnitt durch den hintersten Theil der Schädelbasis, den Atlas und den Dens epistrophei. Serie 47, Objtr. 9, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 27 : 1. Die Schädelbasis ist nicht quer, sondern in ihrer ganz ventralen Partie etwa horizontal getroffen (in Folge der winkligen Stellung des Schädels gegen die Wirbelsäule).

Fig. 15. Schnitt durch die Seitentheile des Atlanto-occipitalgelenkes, dorsal von dem Schnitt der Fig. 14. Serie 47, Objtr. 8, Reihe 2, Schnitt 1. Vergr. 27 : 1. Auch dieser Schnitt liegt etwa parallel zur Schädelbasis, er trifft daher die grosse Incisura intercondyloidea ihrer ganzen Länge nach. Aus der grossen Lücke ist der Ausschnitt der Hirnhüllen von der Gehirnbasis als ausgefallen zu betrachten.

das somit vor der cranialen Fläche des breiteren Theiles des ersten Wirbelkörpers aufsteigt und seinen scharfen dorsalen Rand gegen den Dens kehrt (Textfig. 13). Zwischen den Massae laterales atlantis und den Seitenflächen des Epistropheus liegt noch lockeres Bindegewebe (Textfig. 12). Eine kleine Höhlenbildung macht sich bemerkbar in dem dichten Bindegewebslager jederseits von dem Dens, ventral vom Lig. transversum (Textfig. 13). Zwischen den Massae laterales atlantis und den Condyli occipitales bestehen noch dünne Bindegewebsschichten (Textfig. 14, 15); genauere Angaben über das Atlanto-occipitalgelenk lassen sich nicht machen, da vielfach Theile aus den Schnitten ausgefallen sind.

Beuteljunge No. 48 und 48a.

Das Stadium 48 ist von SEMON (1894) abgebildet worden; den Kopf des Embryo, den ich mit 48a bezeichnen möchte, erhielt ich nachträglich von Herrn Geheimrath FÜRBRINGER durch Vermittelung von Herrn Prof. KEIBEL in noch unversehrtem Zustande. Er ist etwas jünger als 48, doch bespreche ich beide zusammen. Auch auf dem Stadium 48 ist die frühere Grenze zwischen den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels innerhalb des Körpers des Epistropheus noch erkennbar. Die Schnitte, die den letzteren longitudinal getroffen zeigen (doch fehlt das hintere Stück), lassen in ihm an einer Stelle ein kurzes, spindelförmig erweitertes Stück des Chordakanals erkennen (die Chorda hat sich von seinen

Wandungen] zurückgezogen) und von hier aus quer nach den Seiten ziehend eine schmale Knorpelzone, die sich durch ihr Aussehen von den cranial und caudal gelegenen Partien absetzt. Auf den meisten Schnitten erscheint sie etwas dunkler wegen dichterer Stellung der Kerne (Taf. LXVII, Fig. 1). Die Zone ist durch alle Schnitte hindurch zu verfolgen (auch dorsal und ventral von der Chorda); für die Berechtigung, sie als die ursprüngliche trennende Scheibe zwischen erstem und zweitem Wirbelkörper aufzufassen, spricht auch, dass die craniale Gelenkfläche des Epistropheus sich nur bis zu ihr caudalwärts ausdehnt. Die Chorda dorsalis setzt sich von der eben erwähnten Partie aus noch eine Strecke weit in die vordere Hälfte des Epistropheus fort, ist dagegen in der hinteren (soweit dieselbe wenigstens in den Schnitten vorhanden ist) verschwunden. Serie 48a zeigt ziemlich das gleiche Verhalten. Sehr scharf setzt sich der Dens von der Vorderfläche des Epistropheuskörpers ab (Taf. LXVII, Fig. 1); er ragt weit cranialwärts und liegt mit seiner Spitze auf der Dorsalfläche der Basalplatte des Schädels. Die beiden knorpeligen Bogen des Epistropheus erstrecken sich jetzt bis auf den dorsalen Umfang des Wirbelkanals, bleiben aber im Stadium 48a noch durch eine Zone nicht verknorpelten Gewebes von einander getrennt, im Stadium 48 ist die knorpelige Vereinigung erfolgt. Die perichondrale Knochenscheide (s. vor. Stadium) ist noch dünn und wenig ausgedehnt. An dem durchbohrten Querfortsatz sind in Stadium 48a die Grenzen der früheren Componenten noch eben erkennbar. (In Stadium 48 ist er nur theilweise in den Schnitten erhalten.)

Am nunmehrigen Atlas ist die ursprüngliche Zusammensetzung (Bogen und hypochordale Spange) nicht mehr erkennbar, die beiden Bogen bleiben im Stadium 48a dorsal noch durch eine Schicht unverknorpelten Gewebes getrennt, im Stadium 48 ist ihre dorsale Vereinigung erfolgt. Damit ist dann der Atlas in seiner definitiven Form fertig: man kann jetzt die für diese gebräuchliche Nomenclatur anwenden und einen ventralen Bogen, zwei Massae laterales und einen dorsalen Bogen unterscheiden. Der ventrale Bogen liegt jetzt dem Ventralumfang der Schädelbasis nahe an (Taf. LXVII, Fig. 4), und eine gleiche enge Berührung besteht zwischen den Massae laterales und den Condyli occipitales (Taf. LXVII, Fig. 1—3). Auf welchem Wege die erstgenannte Annäherung erfolgt ist, ist namentlich wegen des Mangels von Sagittalserien nicht ersichtlich; es mag dabei eine Verbreiterung der ventralen Atlasspange in sagittaler Richtung, vielleicht aber auch eine Lageveränderung des Atlas stattgefunden haben. Die Knochenbildung ist gegenüber dem vorigen Stadium noch etwas zurück und beschränkt sich auf eine dünne perichondrale Knochenlamelle am medialen Umfang der dorsalen Bogenhälfte jeder Seite.

Die Bildung der Gelenke hat nun auch Fortschritte gemacht, und letztere zeigen sich auf Stadium 48 bereits in dem Verhalten, das sie auf Stadium 50 und im erwachsenen Zustande darbieten. Es besteht also eine einheitliche Articulatio atlanto-epistrophica, eine einheitliche Articulatio atlanto-occipitalis und eine Communication beider. Die atlanto-epistrophicale Gelenkspalte dehnt sich vor der ganzen cranialen Fläche des Epistropheus sowie an der Ventralfläche des Dens aus und setzt sich von hier aus jederseits an den lateralen Umfang des Epistropheus fort, hier die ganze Höhe desselben einnehmend (Taf. LXVII, Fig. 1—3). Sie liegt dabei durchaus an dem früheren ersten Wirbelkörper. Ihre craniale Begrenzung erfährt sie durch den Atlas und das Septum interarticulare, eine kräftige Bindegewebsplatte, deren ventraler Rand am Dorsalumfang des ventralen Atlasbogens, seitlich bis auf die Massae laterales reichend, befestigt ist, während ihr dorsaler Rand frei der Ventralfläche des Dens epistrophei anliegt, ohne mit ihm verwachsen zu sein (Taf. LXVII, Fig. 2, 3). Dieses Septum liegt zusammen mit dem ventralen Atlasbogen (der hypochordalen Spange) vor dem cranialen Abschnitt der Gelenkfläche des Epistropheus, während den beiden Seitenschenkeln derselben die Massae laterales des Atlas gegenüberliegen (Taf. LXVII, Fig. 2, 3). Auf Stadium 48 besteht, wie gesagt, zwischen den genannten Theilen bereits eine einheitliche wirkliche Gelenkspalte, auf Stadium 48a dagegen noch lockeres

Zwischengewebe. — Die einheitliche Gelenkspalte der Articulatio atlanto-occipitalis erstreckt sich am Cranium über die beiden Condyli und über das zwischen beiden gelegene mediane Gebiet der Schädelbasis (Taf. LXVII, Fig. 1—4). Hier, also am ventralen Umfang des Foramen occipitale magnum, gehen die beiderseitigen Condylen-Gelenkspalten in einander über. Am Atlas liegen die seitlichen Gelenkpfannen vorn auf den Massae laterales, der mittlere Theil der Gelenkspalte dehnt sich vor der hypochordalen Spange und dem diese ergänzenden Septum interarticulare aus (Taf. LXVII, Fig. 3).

Die bemerkenswertheste Thatsache ist, dass bereits auf dem Stadium 48, dem frühesten, auf dem die Gelenkspalten gut ausgebildet sind, eine Communication der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen Höhle besteht. Beide werden durch das Septum interarticulare nur unvollkommen von einander getrennt und fliessen oberhalb seines freien Randes zusammen (Taf. LXVII, Fig. 2). Mit anderen Worten: es dehnt sich der mittlere Theil der atlanto-epistrophicalen Gelenkhöhle zwischen dem Septum interarticulare und der Unterfläche des Dens cranialwärts bis zum Uebergang in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle aus. Das Septum ist somit ein Septum incompletum.

Ueber das Lig. transversum und die Ligg. alaria ist nichts Neues zu sagen.

Beuteljunges No. 49.

Ueber den Zustand der beiden ersten Wirbel auf diesem Stadium ist nichts auszusagen, da der Schnitt, durch den der Kopf vom Rumpfe getrennt ist, durch die Occipitalregion hindurchgeht, von den Wirbeln also nichts mehr in den Schnitten der Serie erhalten ist.

Beuteljunges No. 50.

Das Stadium 50 ist das älteste der mir zur Verfügung stehenden, auf dem der Atlas und Epistropheus erhalten sind, und von dem sich somit Angaben über das Verhalten dieser Wirbel und ihrer Verbindungen machen lassen. In dem noch durchweg knorpeligen Körper des Epistropheus ist noch der Chordakanal erkennbar, hinten mit der von dem Nucleus pulposus eingenommenen Höhle der Zwischenwirbelscheibe zwischen Epistropheus und drittem Wirbel zusammenhängend. Der sehr enge Kanal zeigt nur in der Mitte des Körpers eine spindelförmige Erweiterung, durch die auch jetzt noch die Zusammensetzung des Körpers aus einer vorderen und einer hinteren Hälfte (den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels entsprechend) angedeutet ist. Von der vorderen Hälfte setzt sich der Zahn scharf und deutlich ab. Bezüglich der Bogen wäre zu erwähnen, dass von ihrer dorsalen Vereinigungsstelle aus eine mediane Platte, der Dornfortsatz, zu verknorpeln beginnt. Die perichondrale Knochenrinde am cranial-medialen Umfang des Bogens besitzt noch eine sehr geringe Ausdehnung. — Vom Atlas sei besonders angeführt, dass der Querfortsatz eine in cranio-caudaler Richtung sehr ausgedehnte horizontale Platte darstellt, die vorn in einen kurzen hakenförmigen Fortsatz ausläuft, der den vor dem Querfortsatz in dorso-ventraler Richtung verlaufenden N. spinalis I von lateral her umgreift. Seine Spitze wird durch einen Zug verdichteten Bindegewebes mit der Hinterfläche der Massa lateralis verbunden. Es besteht somit bereits ein Foramen alare, das jedoch noch nicht völlig knorpelig geschlossen ist. Die Verknöcherung hat auch an den Atlasbogen keine Fortschritte gemacht.

Ueber die beiden Kopfgelenke ist etwas Neues nicht zu sagen; vom Atlanto-occipitalgelenk sei nur bemerkt, dass die Fläche des ventralen Atlasbogens, die in die Gelenkhöhle blickt, auch jetzt noch von einer dünnen Bindegewebsschicht bedeckt ist (wie in Fig. 4 auf Taf. LXVII).

Beuteljunges No. 51a.

Die beiden ersten Wirbel fallen, da der Kopf zu kurz abgeschnitten ist, nicht mehr in den Bereich der Serie.

Erwachsene *Echidna.*

Atlas (Textfig. 16a—c).

Der Atlas der erwachsenen *Echidna*, der mir in 2 trockenen und 2 feuchten Exemplaren vorlag, lässt, wie der der meisten Säuger, einen Arcus ventralis, einen Arcus dorsalis und zwei Massae laterales, deren jede einen Processus transversus trägt, unterscheiden. Der Arcus ventralis ist in sagittaler Richtung schmal und zeigt drei Flächen: eine ventrale, eine dorsal-craniale und eine dorsal-caudale. Die letzteren beiden fallen von einer niedrigen, quer verlaufenden Kante nach vorn und hinten ab (Textfig. 16a). Die vordere Fläche bildet die mittlere Partie der Facies articularis anterior (für den Schädel); sie ist am trockenen Knochen nicht ganz glatt, wird aber auch von Knorpel überzogen. Die hintere Fläche hilft die Facies articularis posterior (für den Epistropheus) bilden, sie ist ebenfalls überknorpelt. An der trennenden Leiste zwischen beiden Flächen befestigt sich das Septum interarticulare. — Eine jede Massa lateralis trägt auf ihrer Vorderfläche eine Fovea articularis

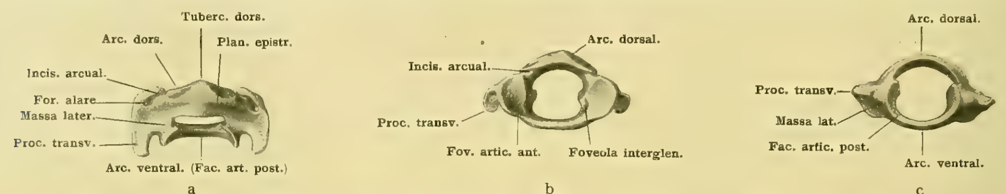


Fig. 16. Atlas einer erwachsenen *Echidna*. a von oben und etwas von hinten, b von vorn, c von hinten. $^9/_{10}$ nat. Gr.

anterior für einen Condylus occipitalis; die beiderseitigen Gruben werden durch die dorsal-craniale Fläche des ventralen Atlasbogens zu einer grossen, hufeisenförmig gekrümmten Facies articularis anterior vereinigt, an der sich jedoch die breiteren Seitentheile gegen den verbindenden schmalen Mitteltheil ziemlich scharf absetzen (Textfig. 16b). Dagegen erscheint die am caudalen Umfang des Atlas gelegene, ebenfalls hufeisenförmige, aber mit kleinerem Radius beschriebene Facies articularis posterior (für den Epistropheus) ganz einheitlich, wenn auch ihre auf den Massae laterales gelegenen Seitenschenkel sich gegenüber dem Mittelstück etwas verbreitern (Textfig. 16c). Zwischen beiden Gelenkflächen, dicht hinter dem medialen Rand einer jeden Fovea articularis anterior, findet sich auf jeder Massa lateralis ein kleines Grübchen mit rauhem Grunde, Foveola interglenoidea, die seitliche Befestigungsstelle des Septum interarticulare. An die Massa lateralis jeder Seite fügt sich der Processus transversus an, der eine horizontale, caudalwärts in ein hakenförmiges Ende auslaufende Platte darstellt. Ein Foramen transversarium fehlt, dagegen wird der Querfortsatz vorn in dorso-ventraler Richtung von einem engen Foramen alare durchbohrt, von dem aus eine Rinne über die Aussenfläche der Massa lateralis hinweg dorsal- und medialwärts aufsteigt, um über derselben durch das Foramen arcuale oder die Incisura arcualis in den Wirbelkanal einzumünden (Textfig. 16a und b; Textfig. 19a).

Der Arcus dorsalis ist breiter als der A. ventralis; an seinem Vorderrande springt ein niedriges Höckerchen (Tuberculum dorsale) vor, neben dem jederseits auf der Dorsalfläche des Bogens ein etwas eingedrücktes Muskelplanum liegt (Textfig. 16a). Die hintere Hälfte der Dorsalfläche ist etwas vertieft und durch eine Stufe von der vorderen etwas höher liegenden Hälfte abgesetzt; sie dient als Gleitfläche (Planum epistrophicale) für den Processus spinosus des Epistropheus (s. diesen). Dicht hinter dem vorderen Rande wird der dorsale Bogen, über der Massa lateralis, jederseits von einem Foramen arcuale durchsetzt, an dessen Stelle auch eine blosse Incisura arcualis vorhanden sein kann (Textfig. 16a, b; Textfig. 19a). In den 4 untersuchten Fällen war zweimal ein Foramen, zweimal nur eine

Incisura vorhanden, und zwar immer beiderseitig. Gegen dies Foramen, resp. diese Incisur steigt die vorhin erwähnte Rinne vom Foramen alare aus auf.

In der Benennung der dorso-ventralen Durchbohrung des Querfortsatzes als Foramen alare folge ich der veterinär-anatomischen Nomenclatur (Ellenberger-Baum, Martin). Bekanntlich findet sich ein solches Foramen alare bei vielen Säugern, manchmal bei gleichzeitigem Vorhandensein eines Foramen transversarium. Auch ein Foramen, das den Arcus dorsalis nahe seinem vorderen Rande durchbohrt und für den N. spinalis I sowie für eine Arterie bestimmt ist, besitzen viele Säuger; den in der Veterinär-anatomie gebräuchlichen, aber wenig zweckmässigen Namen Foramen intervertebrale möchte ich vorschlagen durch „Foramen arcuale" zu ersetzen. Bekanntlich besteht auch beim Menschen ein solches Foramen arcuale als nicht seltene Ausnahme, statt der gewöhnlich nur vorhandenen Rinne, deren zu eng gefasste Bezeichnung Sulcus A. vertebralis vergleichend-anatomisch nicht verwendbar ist und somit auch besser durch Sulcus arcualis zu ersetzen wäre.

Epistropheus (Textfig. 17a und b).

Der Epistropheus lässt den sagittal sehr ausgedehnten und vorn in den Dens verlängerten Körper (Corpus), den in den breiten, plattenförmigen Processus spinosus übergehenden Arcus und jederseits den von einem Foramen transversarium durchbohrten Processus transversus unterscheiden. Hintere Gelenkfortsätze fehlen. Der Körper lässt einen längeren hinteren Abschnitt erkennen, der auf dem Querschnitt die Form eines queren Rechteckes besitzt und mit einer dementsprechend gestalteten vertieften caudalen Endfläche abschliesst, sowie einen vorderen Abschnitt, der an der Vereinigung mit dem hinteren verbreitert nach beiden Seiten vorspringt, vorn den Dens trägt und mit einer convexen cranialen Gelenkfläche abschliesst. Die Grenze beider Abschnitte finde ich in einem Fall (ich untersuchte zwei trockene Wirbel) durch eine quer den Körper durchsetzende Naht angedeutet. Am interessantesten verhält sich der Dens und seine Umgebung. Der Fortsatz selbst ist nur ein dorso-ventral abgeflachter, schmaler und kurzer Zapfen, mit einer mässig gewölbten dorsalen und einer in querer Richtung etwas stärker gekrümmten ventralen Fläche. An den Körper des Epistropheus setzt er sich so an, dass seine Dorsalfläche etwa in gleicher Flucht mit der des Körpers liegt, während ventral und lateral von seiner Abgangsstelle der craniale Umfang des Epistropheuskörpers frei ist. Derselbe wird eingenommen von der grossen Gelenkfläche für den Atlas, Facies articularis anterior, die sich jederseits nach rückwärts eine Strecke weit an den Lateralumfang des Epistropheuskörpers fortsetzt, somit im Ganzen hufeisenförmig gestaltet ist. An dem oben erwähnten Epistropheus, der noch die Quernaht besitzt, zeigt sich, dass die craniale Gelenkfläche durchaus auf den vorderen Abschnitt des Körpers beschränkt ist. Gegen die Ventralfläche des Körpers ist die craniale Gelenkfläche durch einen scharfen, etwas vortretenden Rand begrenzt, dagegen geht sie ohne Grenze in die ebenfalls geglättete Ventralfläche des Dens über. Im Uebrigen ist sie nicht nur in toto von rechts nach links convex gekrümmt, sondern auch etwas in dorso-ventraler Richtung. Ihr Knorpelüberzug setzt sich ohne Unterbrechung auf die Ventralfläche des Dens fort.

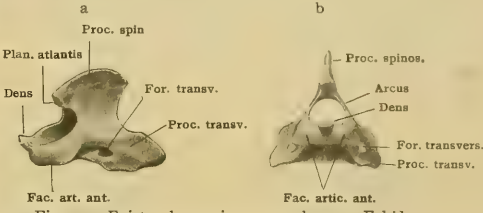


Fig. 17. Epistropheus einer erwachsenen *Echidna*. a von links, b von vorn. $^{9}/_{10}$ nat. Gr.

Die beiden Bogenhälften stellen sagittal ausgedehnte Platten dar, die der hinteren Hälfte des Corpus epistrophei aufsitzen und in den ebenfalls eine ausgedehnte median gestellte Knochenplatte bildenden Processus spinosus übergehen. Eine interessante Einrichtung zeigt sich noch unter dem vorderen Ende des letzteren, da, wo die Vorderränder beider Bogenhälften zusammenstossen. Hier findet sich eine

kleine cranial- und ventralwärts blickende Fläche (Textfig. 17a, Planum atlantis), die sich der hinteren Hälfte des Arcus dorsalis atlantis, dem Planum epistrophicale (Textfig. 16a) auflegt und offenbar auf dieser bei den Drehbewegungen im Atlanto-epistrophicalgelenk hin und her schleift, aber auch eine Ueberstreckung in diesem Gelenke verhüten wird.

Endlich wäre noch von dem Processus transversus zu erwähnen, dass derselbe eine vertical stehende Platte darstellt, die vom hinteren Theil des Epistropheuskörpers ausgeht, schräg nach hinten und aussen gerichtet ist und an ihrer Wurzel von einem Foramen transversarium durchbohrt wird (Textfig. 17a).

Articulatio atlanto-epistrophica und Articulatio atlanto-occipitalis (Textfig. 18 und 19).

An 3 erwachsenen Exemplaren von *Echidna* konnte ich mich auch über das Atlanto-occipital- sowie über das Atlanto-epistrophicalgelenk unterrichten und dabei feststellen, dass auch im erwachsenen Thier jedes der beiden Gelenke einheitlich ist und dass beide auch unter einander zusammenhängen, somit, streng genommen, nur eine grosse Articulatio capitis besteht, die durch ein Septum interarticulare unvollständig in eine hintere und eine vordere Hälfte getheilt wird. Aus diesem Grunde bespreche ich zuerst die Gelenkkörper beider Gelenke und dann erst gemeinsam die Kapsel und das Septum interarticulare.

An der Zusammensetzung der Art. atlanto-epistrophica (Textfig. 18a) betheiligen sich die Facies articularis anterior des Epistropheus nebst der Unterfläche des Dens einerseits sowie die Facies articularis posterior des Atlas andererseits. Die genannten Flächen, also auch die Ventralfläche des Dens, sind überknorpelt. Vergleicht man die Facies articularis anterior des Epistropheus mit der Facies articularis posterior des Atlas, so sieht man leicht, dass beide sich durchaus nicht völlig entsprechen. Beide sind hufeisenförmig gestaltet, aber während die Schenkel des Hufeisens sich an der Atlasgelenkfläche hauptsächlich, und zwar recht beträchtlich, aufwärts krümmen, wenden sich die an der Epistropheusfläche mehr nach rückwärts (vergl. Textfig. 16c und 17a). Passt man zwei zusammengehörige Wirbel auf einander, so sieht man denn auch, dass für gewöhnlich eine völlige Deckung der Gelenkflächen nicht besteht; der ventrale Atlasbogen liegt dabei vielmehr nur dem ventralen Rand des vorderen mittleren Abschnittes der epistrophicalen Gelenkfläche an, lässt den grösseren Theil derselben aber frei. Dieser blickt demnach für gewöhnlich nicht gegen den Atlas, sondern gegen das noch zu schildernde Septum interarticulare. An einem mir vorliegenden macerirten Epistropheus lassen sich übrigens die Grenzen des mittleren Abschnittes der Gelenkfläche gegen die beiden seitlichen gut erkennen: sie verlaufen der Hauptsache nach in dorso-ventraler Richtung über die Gelenkfläche hinweg. Ausser der cranialen Fläche des Epistropheus blickt nun aber auch noch der grösste Theil der Unterfläche des Dens in die Höhle des

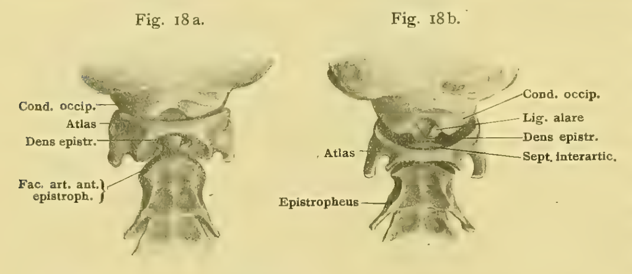


Fig. 18a. Atlanto-epistrophical- und Atlanto-occipitalgelenk einer erwachsenen *Echidna*, von der Ventralseite, nach Entfernung der ventralen Kapselwand. Der Atlas ist so nach vorn gelegt, dass der Einblick in das Atlanto-epistrophicalgelenk besonders frei wird. $^{9}/_{10}$ nat. Gr.

Fig. 18b. Dasselbe Präparat wie Fig. 18a, doch ist der Atlas nach hinten gelegt, so dass vor allem das Atlanto-occipitalgelenk übersehbar wird. Man sieht die Spitze des Dens über dem Septum interarticulare hinweg in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle vorragen, und die Ligg. alaria, die von ihm ausgehen.

Atlanto-epistrophicalgelenkes, doch tritt sie, wenn auch überknorpelt, nicht in directe Articulation mit dem ventralen Atlasbogen, sondern liegt ebenfalls dem Septum interarticulare an.

Die Gelenkkörper, die die ebenfalls einheitliche Articulatio atlanto-occipitalis (Textfig. 18b) hauptsächlich zusammensetzen, sind: die beiden Occipitalcondylen, die in verschiedener Weise an der Schädelbasis zusammenhängen, sowie die grosse Facies articularis anterior des Atlas, die aus den beiden Foveae articulares anteriores und dem verbindenden Gebiet des ventralen Atlasbogens besteht. Dazu ragt aber auch noch die Spitze des Dens epistrophei mit ihrer Unterfläche in die Gelenkhöhle hinein. Hält man Schädel, Atlas und Epistropheus so zusammen, dass die Gelenkflächen gut auf einander passen, so erhält man eine Stellung der Knochen zu einander, bei der die Längsaxe des Epistropheus mit der der Schädelbasis etwa einen rechten Winkel bildet. Dass diese Haltung thatsächlich die gewöhnliche Gleichgewichtslage der Gelenke darstellt, geht übrigens schon aus der Lage und Form der Occipitalcondylen hervor, von deren Oberfläche ein grosser Abschnitt basalwärts blickt. Bei dieser Haltung passt der Dens des Epistropheus genau in den vorderen Einschnitt am vorderen Umfang des Foramen occipitale magnum und liegt mit seiner Ventralfläche dem Vorderrand dieses Ausschnittes an, während seine Spitze ein wenig über das Niveau der Dorsalfläche der Schädelbasis emporragt. Man kann sich schon so die Betheiligung des Dens epistrophei an der Zusammensetzung des Atlanto-occipitalgelenkes deutlich klar machen.

Von den Gelenkflächen wäre noch zu bemerken, dass an 4 von mir untersuchten feuchten Schädeln die Knorpelüberzüge der bis an die Mittellinie heranreichenden Condyli occipitales am Vorderrand des Foramen occipitale magnum in einander übergehen (Textfig. 17a und b), so dass man auch von einem grossen einheitlichen, aber von hinten her tief eingeschnittenen Condylus (Condylus bifidus, s. den zweiten Theil) sprechen könnte. Auch an der Facies articularis anterior des Atlas ist der Knorpelüberzug ein einheitlicher; allerdings macht dieser Ueberzug in dem einen mir vorliegenden Exemplar auf dem ventralen Atlasbogen einen etwas anderen Eindruck als auf den seitlichen Foveae, so dass er dort möglicher Weise nicht aus echtem Hyalinknorpel besteht. Doch muss ich das dahingestellt sein lassen. Von den Theilen, die beiden Gelenken gemeinsam sind, mag zunächst das Septum interarticulare geschildert sein (Textfig. 19a und b). Dasselbe, eine kräftige Bindegewebsplatte, bildet eine unvollständige Scheidewand zwischen den beiden Gelenkhöhlen, die mondsichelförmig gestaltet ist. Ihr bogenförmiger ventraler Margo affixus befestigt sich am ventralen Bogen des Atlas, und zwar an dem niedrigen, quer verlaufenden First auf der Dorsalfläche desselben; die Befestigungslinie läuft jederseits in die kleine Foveola interglenoidea der Massa lateralis aus. Der dorsale, quer verlaufende Rand ist frei (Margo liber), er blickt gegen die Ventralfläche des Dens und wird von diesem etwas eingedrückt, so dass er auch etwas cranialwärts blickt. Das Septum ergänzt somit sowohl die vordere wie die hintere Gelenkfläche des Atlas; seine Hinterfläche blickt in die atlanto-epistrophicale, seine Vorderfläche in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle, und über seinem freien Rande gehen beide Gelenkhöhlen in einander über. Dem mittleren Theil der Caudalfläche des Septums liegt der Dens epistrophei eng an, so dass hier beide Theile an einander hin und her gleiten können. Neben dem Dens ist die Communication beider Gelenkhöhlen etwas weiter und freier.

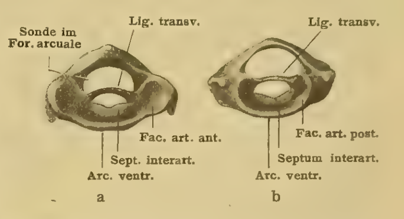


Fig. 19. Atlas mit Septum interarticulare und Ligamentum transversum, von einer erwachenen *Echidna*. $^{8}/_{10}$ nat. Gr. a von vorn, b von hinten.

Da das Septum die Articulatio capitis von ventral her unvollkommen in zwei Abschnitte theilt, so ergiebt sich bezüglich der Gelenkkapsel als nothwendige Folgerung, dass die dorsale Wand dieses

grossen Gelenkes eine einheitliche, für beide Abtheilungen gemeinsame ist. Dagegen werden die ventralen und lateralen Abschnitte der Kapsel durch den Atlas von einander getrennt. Die Kapsel des Atlanto-epistrophicalgelenkes befestigt sich am Epistropheus längs des ganzen ventralen und lateralen Randes (jeder Seite) der grossen Facies articularis anterior, am dorsalen Rande derselben dagegen nur bis zum Dens, denn hier tritt die Kapselbefestigungslinie an den Seitenrand des letzteren und geht dicht hinter seiner Spitze über seine Ventralfläche hinweg auf die andere Seite. Am Atlas folgt die entsprechende Befestigungslinie der Kapsel dem ventralen, lateralen und dorsalen Rande der Facies articularis posterior, tritt dann aber von der Stelle aus, wo der dorsale Rand der Gelenkfläche unter einem deutlichen Winkel in den medialen Rand umbiegt, nicht auf diesen über, sondern verlässt die caudale Gelenkfläche ganz, um über den medialen Umfang der Massa lateralis hinweg (oberhalb der Foveola interglenoidea) cranialwärts an den medialen Rand der Fovea articularis anterior zu treten, an dem sie weiterhin dorsalwärts aufsteigt, als Befestigungslinie der atlanto-occipitalen Gelenkkapsel. Als solche folgt sie dem dorsalen und lateralen Rande der Facies articularis anterior und geht längs des ventralen Randes derselben auf die andere Seite über. Die Befestigung der Kapsel des Atlanto-occipitalgelenkes am Schädel verhält sich sehr einfach, sie folgt nämlich in der Hauptsache dem Rande der beiden Condylen und des sie verbindenden Gebietes der Schädelbasis. Genauer gesagt, läuft sie, vom dorsalen Umfang des Condylus angefangen, am medialen Rande desselben entlang ventralwärts und, immer dem Rande des For. occipitale magnum folgend, auf die andere Seite — und ferner: von dem dorsalen Umfang des Condylus am lateralen Rande desselben herab und dann ebenfalls auf die andere Seite in einer Linie, die am mittleren Theil der Schädelbasis die Vorderränder beider Condylen unter einander verbindet. Dieser Theil der Befestigungslinie hält sich nicht genau an den Rand des überknorpelten Gebietes, sondern läuft etwas vor demselben über die Ventralfläche der Schädelbasis.

Dem Geschilderten zufolge bilden die ventralen und lateralen Kapselpartien beider Gelenke nichts Besonderes: sie spannen sich im Wesentlichen zwischen den Rändern der das Gelenk bildenden Flächen aus. Von der ventralen Kapselwand des Altlanto-occipitalgelenkes wäre höchstens noch erwähnenswerth, dass sie besonders schlaff ist, wie das ja auch sein muss, wenn anders das Thier im Stande sein soll, den Kopf aus der stark winklig abgeknickten Haltung nennenswerth emporzuheben. Das grösste Interesse nimmt die dorsale Kapselwand für sich in Anspruch, die vom Epistropheus aus nicht, wie man erwarten sollte, zum ventralen Atlasbogen, sondern mit Ueberspringung des letzteren direct zum Schädel geht, wo sie am ventralen Umfang des Foramen occipitale magnum ansetzt. Nur die lateralen Ränder dieser Kapselpartie sind an den Massae laterales des Atlas befestigt: im Uebrigen geht sie jederseits in den dorsalen Theil der Gelenkkapsel zwischen Condylus occipitalis und Fovea articularis anterior über. In diese dem atlanto-epistrophicalen und dem atlanto-occipitalen Gelenk gemeinsame Kapselwand ist der Dens epistrophei gewissermaassen als Verstärkung eingefügt. Ausserdem wird sie aber noch verstärkt durch drei Bänder, das Lig. transversum und die Ligg. alaria. Das Lig. transversum gehört dem hinteren Theil der Kapselwand an. Es befestigt sich jederseits an der Massa lateralis atlantis vor der Stelle, wo der dorsale Rand der Fovea articularis posterior in den medialen umbiegt, und zieht, zwischen diesen Stellen beider Seiten ausgespannt, theils über den dorsalen Umfang der Wurzel des Dens hinweg, theils befestigt es sich an ihm. Demnach sind nur seine beiden Seitentheile in die dorsale Gelenkkapsel (und zwar in die schmalen Partien seitlich vom Dens) eingewebt; der mittlere Theil hat dagegen nichts mehr mit der Kapsel zu thun, sondern liegt dorsal vom Dens. Das Lig. transversum bildet ein sehr starkes Befestigungsband für den Dens. Die beiden Ligg. alaria (Textfig. 18a) gehören dem vorderen Theil der dorsalen einheitlichen Kapselwand an. Sie entspringen an der Spitze des Dens dicht neben einander und ziehen divergirend cranialwärts zum Ventralumfang des Foramen occipitale magnum, wo sie jederseits in einiger Entfernung von der Mittellinie

über dem Innenrand des Condylus ansetzen. Dass durch die drei geschilderten Bänder der Dens sehr stark am Atlas und am Schädel befestigt wird, liegt auf der Hand. Im Uebrigen kann man wohl annehmen, dass er je nach der Haltung des Kopfes und des Atlas mehr oder minder vollständig hinter dem Septum interarticulare in dem Raume des Atlanto-epistrophicalgelenkes liegen oder über den dorsalen freien Septumrand hinweg in den Raum des atlanto-occipitalen Gelenkes vorragen wird.

Zweiter Theil.

Zusammenfassende Darstellung der Entwickelung der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

A. Gang der Entwickelung.

Für das Studium der ersten Entwickelung der Anlagen der beiden vordersten Wirbel ist das vorhandene Material nicht geeignet, da auch das jüngste Stadium schon den Zustand zeigt, den Froriep als den primitiven bezeichnet, dem aber bereits wichtige andere vorausgegangen sind. Die frühesten Vorgänge fallen somit nicht in den Bereich der Darstellung. Aber auch für die zunächst sich anschliessenden Umwandlungen ist das vorliegende Material nicht günstig. Die Gründe dafür liegen einerseits in der geringen Zahl der vorhandenen Stadien und andererseits in der Schnittrichtung der Serien. Vor allem fehlen die für die fragliche Untersuchung unerlässlichen Sagittalserien ganz; die in Betracht kommenden Serien (No. 40, 41, 42, 43, 43a) zeigen das Gebiet verschieden, theils mehr transversal, theils mehr horizontal getroffen. Dadurch aber wird die Erkennung mancher Vorgänge, so speciell die der Bildung der Körper, ausserordentlich erschwert, ja geradezu unmöglich.

Bekanntlich hat Froriep (1886) in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelsäule bei Rindsembryonen innerhalb dieses Vorganges drei Perioden unterschieden: den primitiven Zustand, die Uebergangsperiode und den definitiven Zustand, und wie A. Weiss (1901) will auch ich an dieser Unterscheidung festhalten und überhaupt die Froriep'sche Darstellung zu Grunde legen. Von den untersuchten *Echidna*-Stadien zeigen No. 40 und No. 41 den primitiven Zustand in principiell gleicher Form, wie er sich bei Rindsembryonen findet; Stadium 44 befindet sich bereits auf dem definitiven Zustand, auf dem die Verknorpelung in der Hauptsache vollendet ist, und so bleiben nur No. 42, 43 und 43a für die Uebergangsperiode. Davon bieten 42 und 43 ganz unter einander übereinstimmende Verhältnisse; 43a ist etwas älter, aber in Folge des mangelhaften Erhaltungszustandes und der rein transversalen Schnittrichtung in der fraglichen Gegend recht ungünstig für die Beurtheilung. Unter diesen Umständen kann ich auf die Ergebnisse bezüglich der Entwickelung in dieser Periode keinen grossen Werth legen; dagegen ist das Material für die spätere Entwickelung des Atlas und Epistropheus durchaus hinreichend und gestattet die Feststellung theils wichtiger Uebereinstimmungen, theils interessanter Abweichungen gegenüber den Befunden bei anderen Säugern mit hinlänglicher Sicherheit. Allerdings gilt dies nur bis zur Vollendung der knorpeligen Wirbel; von den Ossificationsvorgängen konnte nur noch das erste Auftreten von Knochenlamellen an den Bogen festgestellt werden; die späteren Stadien fehlen. Immerhin werden aber auch so die Verhältnisse im ausgebildeten Zustand genügend verständlich.

Der primitive Zustand der Wirbelsäule, wie ihn die Stadien 40 und 41 zeigen, entspricht dem, den Froriep für das Rind und A. Weiss (1901) für die Ratte beschrieben haben. In regelmässiger Aufeinander-

folge finden sich um die Chorda dorsalis dichtere (dunklere) und lockere (hellere) Querscheiben, von denen die ersteren, die primitiven Wirbelbogen (Vertebralstreifen, v. Ebner), lateral in aufsteigende Schenkel übergehen. Letztere liegen auf der Grenze zwischen je zwei Myotomen, reichen vorläufig erst bis zum Niveau der ventralen Enden der Spinalganglien am Lateralumfang des Rückenmarkes in die Höhe und sind noch etwas stärker verdichtet als die Querscheiben selbst. Diese stehen nicht ganz genau quer, sondern sind so über die Fläche gebogen, dass ihr lateraler Rand etwas weiter caudal steht als das von der Chorda durchsetzte Centrum. Die hellen Querscheiben werden lateral durch die in dorso-ventraler Richtung ziehenden Spinalnerven und Interprotovertebralarterien begrenzt; sie sind dünner als die dunklen, den primitiven Wirbelbogen angehörenden Querscheiben. Dieses Verhalten, das sich aus der Serie No. 41 (Horizontalschnittte!) deutlich genug ergiebt (Textfig. 1), steht in einem Gegensatz zu dem, das Froriep für Rindsembryonen beschrieben hat: hier sind, wie auch Froriep's Abbildungen ergeben, die hellen Querscheiben in sagittaler Richtung wesentlich dicker als die dunklen. Eine hellere Gewebszone trennt auch die Querscheibe des ersten primitiven Wirbelbogens von dem basalen Theil der Anlage der Occipitalregion, die sich ähnlich wie ein primitiver Wirbelbogen verhält, doch mit der Besonderheit, dass das Gewebe der „Querscheibe" in der unmittelbaren Umgebung der Chorda locker, und nur in der ventralen, hypochordalen Partie stärker verdichtet ist.

Die Stadien 42, 43, 43a repräsentiren bei *Echidna* die Uebergangsperiode Froriep's, zeigen aber etwas andere Verhältnisse, als der genannte Forscher bei Rindsembryonen beschrieben hat. Der wichtigste Vorgang, der in die fragliche Periode fällt, ist das Auftreten knorpeliger Wirbelkörper. Sie sind im Stadium 43a, aus jungem Knorpel bestehend und von der Chorda dorsalis durchsetzt, unterscheidbar. Wie sie entstanden sind, war aus dem vorhandenen Untersuchungsmaterial nicht genau festzustellen, doch ergab die Durchmusterung der Serien den Eindruck, dass sie sich aus den dunklen Querscheiben der primitiven Wirbelbogen gebildet haben. Das steht freilich im Gegensatz zu den Angaben von Froriep und A. Weiss, nach denen beim Rind und bei der Ratte die Wirbelkörper in den hellen Querscheiben, also in den Interstitien zwischen den primitiven Wirbelbogen sich bilden. Ich muss es dahingestellt sein lassen, ob hier ein wirklicher Unterschied oder eine durch die Ungunst des Materials bedingte Täuschung vorliegt. Dagegen kann mit Sicherheit gesagt werden, dass die Körper und die aufsteigenden Bogenschenkel selbständig und unabhängig von einander verknorpeln. Noch auf Stadium 43a ist diese Selbständigkeit der Körper und Bogen an den beiden ersten Wirbeln zu constatiren. Am ersten Wirbel bildet sich ausserdem in dieser Entwickelungsperiode aus den ventralen und lateralen Bezirken der dunklen Querscheibe des ersten primitiven Wirbelbogens die seit Froriep bekannte hypochordale Spange, die, den Ventral- und jederseitigen Lateralumfang des Wirbelkörpers umziehend, die beiderseitigen Bogenbasen unter einander verbindet. Sie besteht noch auf Stadium 43a aus unverknorpeltem verdichteten Gewebe, erst Stadium 44 zeigt sie im Beginn der Verknorpelung. Auch am zweiten Wirbel scheint es zur Bildung einer solchen hypochordalen Spange zu kommen, die jedoch nur von vorübergehender Existenz wäre. Das Fehlen von Sagittalserien macht eine sichere Entscheidung unmöglich. Die aus lockerem Gewebe bestehende Zwischenscheibe zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper scheint — das ergiebt ich schon aus dem Gesagten — aus der früheren hellen Querscheibe zwischen dem ersten und zweiten primitiven Wirbelkörper hervorzugehen. (Wie die bleibenden Intervertebralscheiben zwischen den übrigen Wirbeln entstehen, habe ich nicht verfolgt.) Auf die Besonderheiten des ersten Wirbelkörpers und seiner Verbindungen wird noch zurückzukommen sein.

Abgesehen von der Verknorpelung machen die aufsteigenden Schenkel der primitiven Wirbelbogen bis zum Stadium 43a noch andere bemerkenswerthe Veränderungen durch. Vom Stadium 42 an ist die

A. vertebralis als Anastomose zwischen den Interprotovertebralarterien vorhanden, und zugleich sind jetzt die Anlagen der Rippenrudimente an den einzelnen Bogen erkennbar. Auf den Stadien 40 und 41 war ihre Unterscheidung nicht möglich. Das Rippenrudiment des zweiten Wirbels bildet in den Stadien 42, 43 und 43a eine kurze, aus verdichtetem Gewebe bestehende Spange, die an ihrem medialen, zugleich ventralwärts gekehrten Ende continuirlich in die Seitenfläche des Wirbelkörpers nahe von dessen unterer Kante übergeht und an ihrem lateralen, zugleich dorsalwärts gekehrten Ende continuirlich mit dem aufsteigenden Bogenschenkel nahe seinem ventralen Ende zusammenhängt. Die A. vertebralis verläuft über der Rippenspange, zwischen ihr und der Seitenfläche des Wirbelkörpers. Eine entsprechende Gewebsspange zeigt sich in den Stadien 42 und 43 auch am ersten Wirbel; auf Stadium 43a ist sie nur noch undeutlich festzustellen. Später ist keine Spur mehr von ihr nachweisbar. Dagegen macht sich auf Stadium 43a am Bogen des ersten Wirbels dorsal von der A. vertebralis bereits ein kurzer, lateral gerichteter Auswuchs, aus verdichtetem Gewebe bestehend, bemerkbar: die Anlage des Querfortsatzes.

An der Anlage der Occipitalregion prägt sich im Laufe der Uebergangsperiode der Gegensatz zwischen der direct perichordal gelagerten Gewebspartie und der „hypochordalen Platte" schärfer aus. In Stadium 43a sind sowohl die letztere (die den occipitalen Abschnitt der Basalplatte bildet) wie die beiden aufsteigenden Theile der Region (die Occipitalpfeiler) verknorpelt und unter einander homocontinuirlich vereinigt — wie es scheint, ist die Verknorpelung der drei Theile selbständig erfolgt. Das der Platte aufliegende perichordale Gewebe ist dagegen noch unverknorpelt und geht caudalwärts in die Anlage des ersten Wirbelkörpers über. Zwischen der Basalplatte und den anschliessenden Theilen der Occipitalpfeiler einerseits und der hypochordalen Spange und den Bogen des ersten Wirbels andererseits lagert noch indifferentes Bindegewebe.

Mit dem Stadium 44 beginnt der definitive Zustand, d. h. die Periode in der Entwickelung der Wirbelsäule, die gerade für die beiden ersten Wirbel so bedeutungsvoll ist, weil in ihr die besonderen Eigenthümlichkeiten der letzteren sich ausbilden.

Am zweiten Wirbel stellt sich knorpelige Homocontinuität zwischen dem Körper und den Bogen her; in der Folge wachsen die letzteren weiter dorsalwärts und vereinen sich (Stadium 48) dorsal über dem Rückenmark. Im Anschluss an die dorsale Bogencommissur bildet sich der Processus spinosus als longitudinal sehr ausgedehnte mediane Platte (auf Stadium 50 im Beginn). Das Rippenrudiment ist auf Stadium 44 bereits knorpelig und medial mit dem Körper, lateral mit einem kurzen, an der Bogenwurzel entstandenen Querfortsatz verschmolzen; es hat sich so der durchbohrte Querfortsatz gebildet, der von der A. vertebralis durchsetzt wird und weiterhin bedeutend an Ausdehnung zunimmt. Die Bogen beginnen schon in Stadium 47 perichondral zu verknöchern, während der übrige Wirbel um diese Zeit noch ganz knorpelig ist. Ebenso liegen die Dinge auch noch in Stadium 50, dem ältesten Beuteljungen, auf dem die Wirbel zu untersuchen waren. Der wichtigste Vorgang, der den zweiten Wirbel zum definitiven Epistropheus macht, ist sein Zusammenfluss mit dem Körper des ersten Wirbels.

Der Körper des ersten Wirbels zeigt sich gleich nach der Verknorpelung (Stadium 43a) in seiner vorderen Hälfte verjüngt, also abgestumpft conisch gestaltet. Die vordere Hälfte wird ventral und lateral von der durch eine dicke Gewebsmasse gebildeten hypochordalen Spange und den Bogen des ersten Wirbels umzogen.

Im Verlaufe der weiteren Entwickelung verändert sich die Gestalt des ersten Wirbelkörpers durch zwei Momente. Zunächst verknorpelt im Anschluss an sein vorderes Ende das vor ihm gelegene, die Chorda dorsalis unmittelbar umgebende Gewebe, das sich mit der Chorda bis auf den hinteren Theil der Basis der Occipitalregion heraufersteckt. So vergrössert, bildet jetzt (schon auf Stadium 44) der vordere Theil des

ersten Wirbelkörpers einen zapfenförmigen Fortsatz, der dem hinteren, breiteren und höheren Abschnitt des Wirbelkörpers in seiner oberen Hälfte ansitzt. Der Gegensatz wird dann weiterhin noch dadurch stärker, dass der hintere Abschnitt des ersten Wirbelkörpers sich, vor allem in transversaler Richtung, beträchtlich vergrössert, so dass er ventral und besonders zu den Seiten des Fortsatzes „gesimsförmig" vorspringt. Von dem Körper des zweiten Wirbels wird der des ersten noch eine Zeit lang nach der Verknorpelung durch eine nicht verknorpelte Scheibe getrennt; später (Stadium 45, 46, 47) verknorpelt dann auch sie, und es entsteht so der einheitliche knorpelige Körper des Epistropheus, an dem der frühere Körper des zweiten Wirbels den hinteren, der des ersten Wirbels den vorderen Abschnitt darstellt. An letzterem wieder bildet der geschilderte zapfenförmige Fortsatz den Dens oder Processus odontoideus, der somit nicht den ganzen Körper des ersten Halswirbels, sondern nur einen kleinen vorderen Theil desselben repräsentirt. Seine Wurzel wird ventral und zu beiden Seiten von der cranialen (somit hufeisenförmig gestalteten) Fläche des Epistropheus umzogen, die dem hinteren gesimsförmig vorspringenden Abschnitt des ersten Wirbelkörpers angehört, und der der aus den beiden Bogen und der hypochordalen Spange des ersten Wirbels gebildete Atlas anliegt. Mit der Ausbildung der Massa lateralis (s. u.) dehnt sich der letztere auch an der Seitenfläche des Epistropheus caudalwärts aus (Stadium 47), indessen lässt sich feststellen, dass er sich auf die craniale, vom ersten Wirbelkörper stammende Hälfte desselben beschränkt, aber nicht auf die caudale Hälfte, die vom zweiten Wirbelkörper geliefert wurde, übergreift. Der ganze, den Dens sowie die ihn umgebende, cranialwärts und nach beiden Seiten blickende Gelenkfläche tragende Theil des definitiven Epistropheus entspricht dem ursprünglichen Körper des ersten Wirbels.

Wenn oben gesagt wurde, dass der vordere Theil des Dens dadurch entsteht, dass im Anschluss an den ersten Wirbelkörper auch das perichordale Gewebe verknorpelt, das sich bis auf die Schädelbasis erstreckt, so soll damit nicht gesagt sein, dass die Verknorpelung wirklich am ersten Wirbelkörper beginnt und von hier nach vorn vorschreitet. Es wäre auch möglich, dass das fragliche Gewebe selbständig verknorpelt, wie es Weiss für die Ratte beschrieben hat; das Fehlen zahlreicherer Stadien verhindert die Entscheidung. Weiss fand, dass der vorderste Theil des Dens auch nach der Verknorpelung sich von dem übrigen Theil deutlich absetzt, und zieht daraus wie aus der Topographie zur Occipitalregion den Schluss, dass er gar nicht mehr dem ersten Wirbel, sondern bereits der Occipitalregion zugehört. Da auch bei *Echidna* der vorderste Theil des Dens auf Kosten von perichordalem Gewebe entsteht, das zwischen dem ersten Wirbelkörper und der Occipitalanlage liegt, ja sogar sich auf die letztere heraufschiebt, so erscheint mir jene Auffassung als sehr glaubwürdig. (S. auch die weiter unten folgenden allgemeinen Bemerkungen.)

Die beiderseitigen Bogen des ersten Wirbels verknorpeln (Stadium 43 a) ganz selbständig und unabhängig vom Körper, mit dem sie auch niemals homocontinuirlich vereinigt werden. Dagegen kommen sie unter einander am ventralen Umfang der cranialen verjüngten Hälfte des ersten Wirbelkörpers zur knorpeligen Vereinigung durch die schmale hypochordale Spange, die selbständig von zwei (bilateral gelagerten) Centren aus verknorpelt (Stadium 44). Die 4 selbständig entstandenen Stücke (2 Bogen, 2 Hälften der hypochordalen Spange) verschmelzen (Stadium 45) homocontinuirlich knorpelig mit einander, so dass nun ein hypochordal geschlossener Knorpelbogen entstanden ist, der mit seinem ventralen Theil den ersten Wirbelbogen ventral und zu beiden Seiten umzieht und dabei der cranialwärts blickenden Fläche des hinteren breiten Abschnittes dieses Wirbelkörpers anliegt. Erst wesentlich später (Stadium 48) erfolgt auch dorsal vom Rückenmark knorpelige Vereinigung beider Bogen des ersten Wirbels, womit dann der definitive Atlas knorpelig gebildet ist. Vorher gestaltet sich der ventrale Abschnitt eines jeden ursprünglichen Atlasbogens unter Verdickung zu der Massa lateralis um (Stadium 45), an der als lateralwärts gerichteter Auswuchs der schon früher (Stadium 42) als Gewebsverdichtung aufgetretene Querfortsatz ver-

knorpelt. Am cranialen Umfang der Massa lateralis, der dem Occipitalpfeiler sehr eng benachbart ist, bildet sich (Stadium 46) in Anpassung an den hier entstehenden Condylus eine Gelenkpfanne (Fovea articularis anterior), die dem Condylus von aussen anliegt; der caudale Umfang der Massa lateralis dagegen passt sich dem Seitentheil der cranialen Fläche des ersten Wirbelkörpers (d. h. der vorderen Hälfte des Epistropheus) an und dehnt sich auch, wie schon oben erwähnt, auf die Seitenfläche dieses Wirbelkörpers aus. So bildet sich am caudalen Umfang der Massa lateralis die Fovea articularis posterior. Die hypochordale Spange umzieht anfangs nur in schon geschilderter Weise den ersten Wirbelkörper und liegt dabei der cranialen Fläche des hinteren verbreiterten Abschnittes dieses Wirbelkörpers an; später (Stadium 48a) erscheint sie auch in engerer Nachbarschaft der Schädelbasis, deren Ventralfläche sie anliegt. Wie sich die Annäherung beider Theile an einander vollzogen hat, war nicht genau festzustellen, doch scheinen zwei Vorgänge daran betheiligt gewesen zu sein: eine stärkere winklige Abknickung des Schädels gegen die Wirbelsäule und eine Verbreiterung der hypochordalen Spange selbst. Zwischen der letzteren (dem Arcus ventralis des definitiven Atlas) und der Schädelbasis entsteht der mittlere Theil des Atlanto-occipitalgelenkes; zwischen der Hinterfläche der gleichen Knorpelspange und dem Körper des ersten Wirbels (d. h. der cranialen Hälfte des Epistropheus) bildet sich der mittlere Theil des Atlanto-epistrophicalgelenkes.

Noch bevor die beiderseitigen Atlasbogen sich dorsal vereinigt haben, beginnt an ihren dorsalen Abschnitten die Bildung perichondraler Knochenscheiden (Stadium 46); auch auf dem Stadium 50 besass diese Knochenscheide nur erst eine geringe Ausdehnung, und der Knorpel unter ihr war noch vollkommen intact. Der Querfortsatz entsteht, wie bereits bemerkt, als ein lateral gerichteter Auswuchs von der ventralen Bogenhälfte aus schon auf dem bindegewebigen Stadium des Bogens (Stadium 42), später verknorpelt er und vergrössert sich zu einer horizontal gestellten, der Massa lateralis ansitzenden Leiste. In dieser Form zeigt ihn noch das Stadium 50; zugleich setzt er sich hier cranialwärts in einen kurzen, hakenförmigen Fortsatz fort, der den N. spinalis I von hinten und lateral umgreift und vor diesem Nerven durch einen Bindegewebszug mit der Massa lateralis zusammenhängt. So ist schon jetzt ein Foramen alare mit theils knorpeliger, theils bindegewebiger Umrandung gebildet; ob später vor der Verknöcherung der Bindegewebszug erst verknorpelt oder ob er sofort durch Knochen ersetzt wird, war nicht zu beobachten. Auch über die Entstehung der Incisura arcualis (resp. des Foramen arcuale, siehe p. 498) vermag ich nichts auszusagen. Von dem Rippenrudiment ist schon von Stadium 44 an nichts mehr wahrzunehmen.

Wie in dem zuletzt Gesagten schon ausgesprochen, vermag ich über die Vorgänge bei der Verknöcherung keine genaueren Angaben zu machen, da die Stadien, in denen sich diese Vorgänge abspielen, fehlen. Ausser dem, was eben schon erwähnt wurde, kann aber doch noch eine hierher gehörige Thatsache angeführt werden, wenn sie auch nicht direct beobachtet wurde, nämlich die, dass der vordere Abschnitt des Körpers des Epistropheus, der dem ersten Wirbelkörper entspricht, für sich verknöchert und nach der Verknöcherung noch eine Zeit lang durch eine Knorpelfuge von dem hinteren Abschnitt des Körpers getrennt bleibt. Dies ergiebt sich daraus, dass auch an Skeleten „erwachsener“ *Echidnae* manchmal noch eine Quernaht gefunden wird, die die vordere Hälfte des Epistropheus, hinter der cranialen Gelenkfläche, von der hinteren Hälfte abtrennt. Diese Naht wurde schon von Giebel (in Bronn, Säugetiere, p. 271) am Epistropheus beider Monotremen-Species festgestellt. Im Uebrigen verweise ich bezüglich des definitiven Zustandes beider Wirbel auf p. 498 u. ff.

Was die Gelenke anlangt, so wäre vorweg zu bemerken, dass in dem zeitlichen Auftreten der Gelenkspalten offenbar individuelle Schwankungen vorkommen. So zeigt z. B. die Serie 45a bereits deutliche Spaltbildungen zwischen den Condyli occipitales und den Massae laterales des Atlas, die auf den nächstfolgenden Serien noch fehlen. Auf Stadium 48 sind alle Gelenkspalten gut ausgebildet.

Articulatio atlanto-epistrophica. An der Herstellung der Art. atlanto-epistrophica hat der eigentliche zweite Wirbel keinen Antheil; dieselbe bildet sich lediglich zwischen Theilen des ersten Wirbels, nämlich zwischen dem Körper desselben, der zum cranialen Abschnitt des Epistropheuskörpers wird, und dem aus der hypochordalen Spange und den beiden Bogen des ersten Wirbels entstehenden definitiven Atlas. Es bildet sich eine einheitliche Gelenkspalte. Schon bevor diese auftritt, differenziren sich einige festere Bindegewebszüge, die später am Aufbau des Gelenkes theilnehmen. Schon das Stadium 44 zeigt den Beginn der Bildung des Lig. transversum, in Form kräftigerer Bindegewebszüge, die sich aus der den cranialen Abschnitt des ersten Wirbelkörpers dorsal bedeckenden dünnen Gewebsmasse herausdifferenziren, seitlich auf die Bogen des ersten Wirbels ausstrahlend. Ebenso finden sich auf diesem frühen Stadium schon die Ligg. alaria als kräftigere Bindegewebszüge, die von der Spitze des Dens lateralwärts auf die Dorsalfläche der Basalplatte des Craniums ausstrahlen. Und endlich ist auf diesem Stadium bereits die Anlage des späteren Septum interarticulare zwischen dem Atlanto-epistrophical- und dem Atlanto-occipitalgelenk unterscheidbar. Es ist das eine kräftige Bindegewebsplatte, die, wie es scheint (die Lückenhaftigkeit des Materials verhindert eine ganz sichere Entscheidung), aus dem dorsalen Theil der ursprünglichen Anlage der hypochordalen Spange hervorgeht. Diese „Anlage" besitzt auf bindegewebigem Stadium (43a) eine beträchtliche Dicke und liegt dem Ventralumfang des ersten Wirbelkörpers am Uebergang des hinteren breiten und hohen in den vorderen verjüngten Abschnitt an. Sie nimmt dabei die ganze Höhe der cranialwärts blickenden Fläche des hinteren Wirbelkörper-Abschnittes, ventral von der vorderen verjüngten Partie, ein. Durch die Verknorpelung (Stadium 44, 45) wird nur eine niedrige dünne Knorpelspange gebildet, die demnach auch nur einem schmalen Bezirk jener cranialwärts blickenden Fläche anliegt, aber durch das Septum interarticulare eine Ergänzung erfährt, d. h. durch eine Bindegewebsplatte, die sich der hypochordalen Knorpelspange cranial-dorsalwärts anschliesst, seitwärts an den Bogen des ersten Wirbels haftet, hier bis an die Befestigungsstellen des Lig. transversum in die Höhe greifend, ihre caudale Fläche gegen die craniale Fläche des breiten Abschnittes des ersten Wirbelkörpers und den Dens, ihre craniale Fläche gegen den hinteren Rand der Schädelbasis kehrt (siehe Textfig. 9 und 13, sowie Taf. LXVII, Fig. 3). Es scheint, wie gesagt, dass sie aus den dorsalen Partien der ursprünglichen dicken Anlage der hypochordalen Spange hervorgegangen ist. Schon auf Stadium 44, wo die Bildung der hypochordalen Knorpelspange noch nicht einmal völlig beendet ist, ist sie gut unterscheidbar, wird aber vom ersten Wirbelkörper und seinem Dens sowie von dem Hinterrand der Schädelbasis noch durch lockeres Gewebe getrennt. Auch nachdem die hypochordale Knorpelspange sich mit den beiden Bogen des ersten Wirbels knorpelig vereinigt hat (Stadium 45), bleiben diese Verhältnisse vorläufig noch unverändert. Die erste Spaltbildung, die zum Atlanto-epistrophicalgelenk führt, tritt in der dicken Schicht lockeren Gewebes auf, die jederseits lateral vom Dens liegt, lateral durch die Bogen des ersten Wirbels und dorsal durch das Lig. transversum begrenzt wird (Fig. 13). Hier findet sie sich schon auf Stadium 46. Weiterhin dehnt sie sich aber dann aus über die ganze cranialwärts blickende Fläche des Epistropheus, die hufeisenförmig die Wurzel des Dens umzieht (p. 499), und trennt diese von der hypochordalen Atlasspange und dem Septum interarticulare, ferner cranialwärts zwischen den ventralen Umfang des Dens und das Septum interarticulare, endlich caudalwärts zwischen den lateralen Umfang des Epistropheus jederseits und die zu den Massae laterales atlantis umgestalteten ventralen Abschnitte der Bogen des ersten Wirbels. Auch nach völliger Verschmelzung der beiden ersten Wirbelkörper, die ja schon auf Stadium 45 im Gange ist, lässt sich noch gut feststellen, dass die Gelenkspaltbildung sich caudalwärts am Seitenumfang des Epistropheus nur so weit ausdehnt, als der Antheil des ersten Wirbelkörpers reicht, dass sie aber nicht auf den zweiten übergreift. Auf Stadium 48 hat die Spaltbildung im Wesentlichen ihre definitive Ausdehnung erreicht, zugleich besteht aber auf diesem Stadium schon die

Communication der atlanto-epistrophicalen und der atlanto-occipitalen Gelenkspalte (Taf. LXVII, Fig. 1—4). Es hat sich also die Spaltbildung am ventralen und lateralen Umfang des Dens, zwischen diesem und der dicken Bindegewebsplatte des Septum interarticulare, cranialwärts ausgedehnt und sich über den freien dorso-cranialen Rand des Septums hinweg bis zu der atlanto-occipitalen Gelenkspalte fortgesetzt, deren mittlerer Theil sich zwischen der Schädelbasis und der cranialen Fläche des Septum interarticulare gebildet hat. Dadurch wird eben diese Bindegewebsplatte zu einem Septum interarticulare, allerdings zu einem Septum incompletum, da die Höhlen der beiden von ihm getrennten Gelenke über seinen dorsal-cranialen Rand hinweg in einander übergehen. Hiermit hängt es denn auch zusammen, dass sich als dorsaler Abschluss beider Gelenkhöhlen eine einheitliche Bindegewebsplatte differenzirt, die zwischen Epistropheus, Atlas und Schädel in der oben (p. 502) näher geschilderten Weise ausgespannt ist, und die schon früher deutlich gewordenen Ligamente: das Lig. transversum und die Ligg. alaria als Verstärkungen enthält. Bezüglich der Einzelheiten des Gelenkbaues ist auf die oben (p. 500) gegebene Darstellung zu verweisen; hier mag nur nochmals betont werden, dass der Atlas nur mit der Facies articularis anterior des Epistropheus, nicht aber mit dem Dens articulirt. Letzterer blickt mit seiner Ventralfläche lediglich gegen das Septum interarticulare.

Articulatio atlanto-occipitalis. Auch die Art. atlanto-occipitalis bildet sich als ein einheitliches Gelenk und behält diesen Charakter das ganze Leben hindurch bei. Zugleich aber fliesst ihre Gelenkhöhle schon gleich bei der Entstehung mit der des Atlanto-epistrophicalgelenkes zusammen, und auch diese Communication beider Gelenke bleibt zeitlebens bestehen. Das Gelenk kommt zu Stande zwischen den beiden Occipitalcondylen und dem verbindenden Theil der Schädelbasis einerseits und den beiden Massae laterales atlantis nebst der verbindenden hypochordalen Spange andererseits.

Die Anlage der Occipitalregion zeigt von vornherein grosse Aehnlichkeit mit der des ersten Wirbels. Es bilden sich aufsteigende, dem Wirbelbogen ähnliche Skelettheile, die ich als Occipitalpfeiler bezeichne, weil vergleichende Thatsachen es wahrscheinlich machen, dass sie einer Mehrheit von Wirbelbogen entsprechen. Sie kommen unterhalb der Chorda durch eine hypochordale Platte zur Vereinigung, die somit der hypochordalen Spange des ersten Wirbels gleicht. Pfeiler und Platte scheinen selbständig zu verknorpeln. Die beiden Bogen des ersten Wirbels entstehen von vornherein caudal von den Occipitalpfeilern und werden von den letzteren in ihrer ventralen Hälfte nur durch eine dünne Schicht Bindegewebe getrennt. Die dorsale Hälfte eines jeden Bogens, die etwas caudalwärts abgebogen ist, entfernt sich damit weiter von dem Occipitalpfeiler. Die hypochordale Atlasspange bildet sich zwar am ventralen Umfang des vorderen Theiles des ersten Wirbelkörpers, liegt damit aber schon von vornherein nahe der Ventralfläche des hintersten Theiles der Schädelbasis. Grund davon ist der winklige Zusammenstoss der Wirbelsäule und des Schädels. Immerhin besteht anfangs noch ein grösserer Zwischenraum zwischen der Schädelbasis und der hypochordalen Spange. Zunächst verbreitert sich nun der Bogen des ersten Wirbels in seiner ventralen, dicht hinter dem Occipitalpfeiler gelegenen Hälfte sehr beträchtlich zu einer flachen Schale, die dem am Occipitalpfeiler sich bildenden Condylus von aussen angepasst ist (Stadium 45, 46) und von diesem zunächst noch durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt bleibt (Bildung der Massa lateralis). Im Laufe der weiteren Entwickelung erfolgt dann auch eine engere Annäherung der hypochordalen Spange an die Ventralfläche der Schädelbasis (in welcher Weise, war nicht festzustellen), und auf Stadium 48a liegen auch diese beiden Theile einander ganz nahe, nur durch eine sehr dünne Bindegewebsschicht von einander getrennt. Die Spaltbildung beginnt lateral, zwischen den Condylen und dem Atlas (schon auf Stadium 45a deutlich, auf den Serien älterer Stadien wieder fehlend, auf Stadium 48 völlig beendet) und setzt sich dann ventralwärts zwischen die Schädelbasis und die hypochor-

dale Atlasspange fort, so dass hier cranial von dem ventralen Rande des Foramen occipitale magnum eine mediane Vereinigung der beiden lateralen Gelenkspalten und damit eine hufeisenförmige Gelenkhöhle zu Stande kommt (auf Stadium 48 voll ausgebildet). Wie diese sich, wahrscheinlich schon gleich bei ihrer Entstehung, in Communication mit der des Atlanto-epistrophicalgelenkes setzt, von der sie nur unvollkommen durch das Septum interarticulare getrennt bleibt, wurde schon geschildert. Bezüglich der dorsalen Wand des mittleren Abschnittes des Atlanto-occipitalgelenkes, die diesem mit dem Atlanto-epistrophicalgelenk gemeinsam ist, sowie über die Bänder, die zu ihr in Beziehung stehen (Lig. transversum, Ligg. alaria) ist das beim Atlanto-epistrophicalgelenk Gesagte zu vergleichen; für sonstige Einzelheiten des Gelenkes verweise ich auf die Darstellung p. 500.

N. spinalis I. Anhangsweise möchte ich hier noch einmal hervorheben, dass ich in dem von mir untersuchten Serienmaterial eine dorsale Wurzel des N. spinalis I überall vermisst habe. Ich betone das, weil Ziehen (1897, p. 33) in der Schilderung der makroskopischen Anatomie des Rückenmarks von *Echidna* bemerkt, dass er diese Wurzel zwar immer sehr schmächtig gefunden, aber niemals ganz vermisst habe. Andererseits steht mein Befund in Einklang mit dem von Froriep und Beck (1895, Beck 1895), die bei einer erwachsenen „*Echidna setosa*“ von der dorsalen Wurzel des ersten Centralnerven keine Spur nachweisen konnten. Man wird somit daran denken müssen, dass hier Varianten vorkommen.

B. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

a) Die beiden ersten Wirbel.

Die Entwickelung des Epistropheus und Atlas verläuft dem Geschilderten zufolge in den wesentlichsten Momenten bei *Echidna* ebenso, wie es zuerst von Froriep (1886) in so vorzüglicher Weise für Rindsembryonen geschildert und mit einigen Modificationen als auch für die Ratte gültig durch A. Weiss (1901) bestätigt wurde. Der ursprüngliche Körper des ersten Wirbels verschmilzt nach der Verknorpelung mit dem des zweiten und bildet dann die ganze vordere Hälfte des Epistropheus; nicht nur den eigentlichen Zahnfortsatz, sondern auch das ganze Gebiet, das gesimsförmig lateral und ventral von dem letzteren vorspringt, und auf dem sich die cranialwärts blickende Oberfläche des Epistropheus findet. Zwischen dieser Fläche und dem aus den zwei Bogen und der hypochordalen Spange des ersten Wirbels entstandenen Atlas kommt bei *Echidna* das definitive Atlanto-epistrophicalgelenk zu Stande, an dem sich somit nur Theile der ersten, nicht aber solche der zweiten Wirbelanlage betheiligen. Eine hypochordale Spange geht bei den Säugern in den Aufbau des zweiten Wirbels nicht ein. Die principiell wichtigste dieser Thatsachen, dass nämlich die ganze vordere Hälfte des Epistropheus der Säuger vom ersten Wirbelkörper stammt, ist, wie schon erwähnt wurde, bereits durch Froriep ganz sichergestellt worden, hat aber die ihr zukommende Beachtung noch nicht in voller Ausdehnung gefunden. Vielmehr gilt auch jetzt noch vielfach die ältere Auffassung, die bezüglich der Säuger hauptsächlich auf den Untersuchungen von C. Hasse (1873) basirt: dass lediglich der Dens oder Processus odontoideus des Epistropheus den Körper des Atlas repräsentire. (So bei Ellenberger-Baum, 1900, und bei M. Weber, 1904.) Da überdies bei der Discussion dieser Frage auch jetzt noch manchmal die ganz secundären und daher für die morphologische Beurtheilung unbrauchbaren Vorgänge der Ossification herangezogen werden, so ist es wohl nicht unnütz, die Feststellungen Froriep's wieder einmal hervorzuheben und mit Nachdruck zu betonen, dass die für die Beurtheilung des Epistropheus und der Atlanto-epistrophicalverbindung der Säuger ausschlaggebenden Vorgänge sich vor der Verknöcherung, bei der Herstellung des knorpeligen Epistropheus abspielen. Auf die Atlanto-epistrophicalverbindung wird noch zurückzukommen sein.

Ein anderer den Epistropheus betreffender Punkt sei hier noch etwas eingehender besprochen. Es ist so traditionell, den Zahn desselben als aus dem ersten Wirbelkörper hervorgegangen und damit ein für alle Mal als constante Grösse zu betrachten, dass der Gedanke, die Dinge könnten sich auch etwas anders verhalten, kaum jemals ernstlich erwogen zu sein scheint. Und doch ist er einer solchen Erwägung recht wohl werth. Es ist bekannt, dass bei Rhynchocephalen und Sauriern der Dens bis auf die Schädelbasis reicht. Das scheint bisher als ein secundäres Verhalten betrachtet worden zu sein, kann aber wohl auch anders aufgefasst werden. SCHAUINSLAND, der die Entwickelung von *Sphenodon* untersuchen konnte (1900), machte den interessanten Befund, dass hier der vorderste Theil des Dens durch eine Grenzlinie im Knorpel deutlich von der caudalen Partie abgesetzt war, und hierdurch, wie auch dadurch, dass sich die Verknöcherung nicht bis auf diesen Theil erstreckt, wird, seinen eigenen Worten zufolge, „der Anschein erweckt, als wäre der Zahnfortsatz aus zwei mit einander verschmolzenen Theilen entstanden". Im HERTWIGschen Handbuch spricht SCHAUINSLAND (1905, p. 541) direct von zwei Wirbelkörpern, die mit einander verschmolzen seien; die beigefügte Abbildung (Fig. 309), die einen Längsschnitt darstellt, zeigt, dass der vordere dieser Wirbelkörper über der occipitalen Schädelbasis liegt, die somit hier lediglich durch eine hypochordale Platte repräsentirt wird. Diese Verhältnisse zeigen eine so grosse Uebereinstimmung mit denen im Gebiete des ersten Wirbels, dass es wohl berechtigt ist, die Frage zu erwägen, ob sie nicht geradezu als wesensgleich zu betrachten sind. Man käme so dazu, den vordersten Theil des Dens bei *Sphenodon* als einen occipitalen Wirbelkörper — oder deren mehrere — aufzufassen und in dem hinteren Abschnitt des Occipitaltheils der Schädelbasis lediglich einen Skeletabschnitt zu sehen, der mit der ventralen Atlasspange zu vergleichen wäre, also ein Multiplum hypochordaler Spangen darstelle. — Was die Saurier anlangt, so liegt eine zusammenhängende Darstellung von der Entwickelung des Dens epistrophei, die auf die angedeutete Frage Rücksicht nähme, nicht vor, aus einigen Serien von *Lacerta*-Embryonen habe ich aber wenigstens constatiren können, dass die hintere occipitale Schädelbasis lediglich eine hypochordale Bildung darstellt, und dass der vorderste Theil des Dens epistrophei aus perichordalem Material, das dorsal von dieser basalen Platte liegt, mit dem hintersten Theil der Schädelchorda als Grundlage, entsteht.

Weitere hierher gehörige Beobachtungen sind bei Säugern gemacht. Von grosser Wichtigkeit scheint mir besonders der Befund von A. WEISS (1901) bei der Ratte, der schon oben (p. 506) erwähnt wurde: „In dem zwischen Occipitalwirbel- und Atlasanlage gelegenen Körperbezirk entwickelt sich nur aus der Perichordalschicht ein rudimentärer postoccipitaler Wirbelkörper, der verknorpelt, schliesslich mit dem Atlaskörper verwächst und die Spitze des Dens epistrophei bildet. Diese Körperanlage ist entweder das Rudiment eines Proatlas oder der rudimentäre Körper des Occipitalwirbels." Ich möchte diese Frage in dem letzteren Sinne beantworten und in dem bei der Ratte gefundenen rudimentären Occipitalwirbelkörper die gleiche Bildung sehen, die oben für *Sphenodon* beschrieben wurde. Auch bei *Echidna* entsteht der Occipitaltheil der Basalplatte hypochordal, und zur Bildung des Dens epistrophei wird perichordales Gewebe herangezogen, das vor dem ersten Wirbelkörper liegt und sich sogar bis auf die Schädelbasis herauferstreckt. Seine selbständige Verknorpelung war freilich nicht nachweisbar. Endlich weise ich noch darauf hin, dass erst vor kurzem (1905) NOORDENBOS sehr scharf die rein hypochordale Entstehung der occipitalen Schädelbasis bei *Talpa* betont hat. Der genannte Autor sieht darin sogar ein Moment, das die Vergleichbarkeit der Occipitalregion mit einem Abschnitt der Wirbelsäule unmöglich mache. Vorsichtiger in seinen Schlussfolgerungen ist A. WEISS; derselbe weist mit Fug und Recht auf die Aehnlichkeit der Vorgänge in der Occipitalregion mit denen im Gebiet des ersten Wirbels hin und bemerkt: „daraus geht hervor, dass bei der Ratte nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ohne Körper als Occipitalwirbel in den Schädel einbezogen wird" (1901, p. 528).

Ueberblicken wir diese Thatsachen, so drängen sich mehrere Schlussfolgerungen auf. Zunächst die, dass der Dens epistrophei der Amnioten ursprünglich eine grössere Ausdehnung in rostraler Richtung, nämlich bis in das Gebiet der Schädelbasis hinein besass, und dass von diesem Zustand aus (schon bei vielen Sauropsiden, aber auch bei den Säugern) eine Reduction stattgefunden hat, die zugleich eine kleine Aenderung seiner morphologischen Natur (in Folge Wegfalls der cranialen Componente) bedeutete. Das Lig. apicis dentis würde als der degenerirte vorderste Theil zu gelten haben. Gewisse Vorkommnisse von Knorpel oder Knochen in diesem Ligament, die ja viel erörtert worden sind, würden in dieser Vorstellung ihre sehr einfache Erklärung finden.

Auch noch eine andere nicht unwichtige Schlussfolgerung lässt sich daran anknüpfen. Es eröffnet sich nämlich auf diesem Wege die Möglichkeit, den Dens epistrophei der Amnioten in eine gewisse Beziehung zu dem ebenfalls als Dens bezeichneten Fortsatz des ersten Amphibienwirbels (des Tuberculum interglenoidale, wie ich ihn genannt habe) zu bringen, der sich bekanntlich in der Umgebung des hinteren Theiles der Schädelchorda bildet, nicht als ob beide Fortsätze nun direct mit einander zu homologisiren seien, wovon natürlich keine Rede ist, sondern lediglich in der Art, dass man den Dens der Amnioten als eine Bildung auffasst, die im Anschluss an jenen Fortsatz der Amphibien entstanden ist. Von einer wirklichen Homologie beider Bildungen kann darum keine Rede sein, weil das craniale Material, das eventuell in den Aufbau des Amnioten-Dens eingeht, weiter caudal gelegenen Skeletmetameren angehört, nämlich denen, um die der Amnioten-Schädel gegenüber dem Amphibien-Schädel vergrössert ist. Immerhin muss es schon eine gewisse Befriedigung gewähren, wenn die Möglichkeit vorliegt, in der Aehnlichkeit des Amnioten- und Amphibien-Dens doch nicht nur ein blindes Walten der Convergenz zu sehen, sondern den Ausdruck dafür, dass der erstere sich im Anschluss an den letzteren, unter caudalem Vorschreiten ähnlicher Vorgänge, gebildet hat.

Man kann aber noch weiter gehen und auf Grund der Befunde bei *Sphenodon* und der Ratte zu der Anschauung kommen, dass in den Aufbau des Amnioten-Dens ursprünglich mindestens noch ein Skeletelement einging, das geradezu den Charakter eines occipitalen Wirbelkörpers besass, und dass somit im Dens die eigentliche Wirbelkörpersäule auslief, während die hintere occipitale Schädelbasis durch den Zusammenfluss hypochordaler Elemente zu Stande kam. Freilich kann die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung, die durch die erwähnten Befunde so nahe gelegt wird, durch die Verhältnisse bei anderen Amnioten wieder zweifelhaft werden. So entsteht bei den Vögeln der occipitale Theil der Basalplatte im ganzen Umkreise der Chorda und gleicht somit mehr den Wirbelkörpern, nicht aber bloss hypochordalen Elementen. Und doch scheint es mir auch hier möglich, die oben ausgesprochene Hypothese zu retten. Froriep's Abbildung (1883, Taf. IX, Fig. VI, 1) zeigt beim Hühnchen die Anlage der occipitalen Schädelbasis lediglich hypochordal und, wenn auch der Chorda enger anliegend als die folgenden hypochordalen Spangen, doch in einer Reihe mit ihnen. Die Uebereinstimmung wird dadurch erhöht, dass um diese Zeit der Körper des ersten Wirbels noch gar nicht, und der des zweiten erst schwach entwickelt ist. So eilt, was übrigens auch Froriep als auffallende Erscheinung betont, die occipitale Schädelbasis den vorderen Wirbelkörpern erheblich in der Entwickelung voraus und schliesst sich zeitlich den hypochordalen Spangen an. Kann dadurch schon die Auffassung der occipitalen Schädelbasis bei den Vögeln als eines Complexes von Körperknorpeln (die übrigens auch Froriep, l. c. p. 200, mit einiger Reserve ausspricht) zweifelhaft erscheinen, so erfährt dieser Zweifel weitere Nahrung durch das Verhalten der vorderen Wirbelkörper. Von diesen erscheint der zweite später als die folgenden, und der erste noch später als der zweite. Die Körper zeigen also eine gegen den Schädel hin zunehmende Schwächung ihrer Entwickelungstendenz. Da ist es wohl nicht zu gewagt, die Consequenz zu ziehen mit dem Schlusse, dass die occipitalen Wirbelkörper überhaupt nicht mehr zur Entwickelung kommen, und dass die scheinbare occipitale Körperplatte de facto eine hypochordale

Platte nicht bloss rein topographisch, sondern auch in der speciellen morphologischen Bedeutung von „hypochordalen Spangen“ ist. Wenn dann später auch das dorsal von der Chorda gelegene Gewebe verknorpelt, und erstere somit circulär von Knorpel umschlossen wird, so würde man darin eine secundäre Ueberwachsung seitens des Bogenknorpels zu sehen haben (wobei ich unter „Bogenknorpel“ jetzt auch die hypochordale Spange mitbegreife). Es erscheint mir sehr wichtig, von diesem Gesichtspunkt aus die Dinge bei den Vögeln aufs neue zu controlliren, speciell auch die Entstehung des Lig. apicis und sein Verhalten zur Schädelbasis genau festzustellen.

Jedenfalls halte ich es auf die angegebene Weise für möglich, auch das Verhalten bei den Vögeln in dem oben erörterten Sinne zu deuten. Danach würde also der Dens epistrophei der Amnioten früher eine grössere Ausdehnung besessen haben und aufgefasst werden müssen als das vorderste Ende der Wirbelkörpersäule, in dessen Aufbau auch occipitale Wirbelkörper eingingen. Ein bei geringerer Länge des Dens vorhandenes Lig. apicis würde morphologisch das degenerirte vorderste Ende der Körpersäule repräsentiren. Die Occipitalregion des Craniums der Amnioten aber würde dann, wenigstens in ihrem hinteren Abschnitt, nur aus Bogentheilen nebst hypochordalen Elementen aufgebaut sein, kurz ausgedrückt: einer Anzahl von Wirbeln vom Charakter des Atlas entsprechen; das Hervortreten der Bogentheile und hypochordalen Elemente gegenüber den Körpern, das schon an den vorderen Halswirbeln zu constatiren ist, würde in der Occipitalregion seine stärkste Steigerung erfahren.

Ich gebe diese Vorstellung in dem Bewusstsein, dass sie noch eine Hypothese darstellt, aber doch eine Hypothese, die auf Beobachtungen gegründet und demnach wohl einer Prüfung werth ist.

Bezüglich des Atlas sind nur wenige allgemeine Bemerkungen zu machen. Derselbe setzt sich, wie es auch nach Froriep's Darstellung für das Rind gilt, aus zwei seitlichen Bogen und einer hypochordalen Spange zusammen. Eine Differenz besteht bezüglich der Verknorpelung der letzteren. Nach Froriep erfolgt dieselbe beim Rinde von einem selbständigen Knorpelherd aus, während ich deren zwei (jederseits von der Mittellinie einen) fand. Dieselben zwei Herde hat auch Weiss für die Ratte beschrieben; die Fig. 8 auf Taf. XXXVIII bei Weiss zeigt grosse Aehnlichkeit mit meiner Textfig. 8. Eine grosse Bedeutung kommt der erwähnten Differenz gewiss nicht zu. Auffallender ist die Angabe von Noordenbos (1905, p. 371), dass bei *Talpa* die Atlasbogen mit ihren ventralen Enden an der Seite des ersten Wirbelkörpers herabwachsen und sich dann ventral von demselben in der Medianebene zum Arcus atlantis vereinen sollen. Danach würde hier bei *Talpa* die hypochordale Spange überhaupt gar nicht selbständig verknorpeln. Es scheint mir doch, dass hier eine Nachprüfung an Schnitten sehr wünschenswerth wäre, da bei der Kleinheit der Objecte die Lupenuntersuchung, wie sie Noordenbos hauptsächlich anwendete, gewiss auch einmal irrige Vorstellungen geben kann. — Wie dem Atlas mancher Säuger, so fehlt auch dem von *Echidna* ein Rippenrudiment und damit ein For. transversarium. Doch wurde auf sehr jungen Stadien (No. 42) ein Gewebszug festgestellt, der ganz die gleiche Lagerung hatte, wie das Rippenrudiment des zweiten Wirbels, und somit wohl auch als solches gedeutet werden darf. Bezüglich der beiden anderen Foramina, des For. alare und des For. arcuale, siehe die Bemerkung auf p. 499.

b) Die Kopfgelenke.

Die Besonderheiten der Kopfgelenke bei *Echidna* gegenüber dem Verhalten, das bisher für die Säuger als typisch angesehen wurde, liegen: 1) in der Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes, 2) in der Einheitlichkeit des Atlanto-occipitalgelenkes, 3) in der Vereinigung beider. Ich behandle erst die beiden Gelenke für sich und dann den dritten Punkt selbständig.

1. Articulatio atlanto-epistrophica.

Wie oben auseinandergesetzt, folgt *Echidna* in der Bildung des Epistropheus durchaus dem Säugertypus; auch bei ihr nimmt nur der Körper des ersten Wirbels, aber kein Abschnitt des zweiten an der Bildung der cranialen Gelenkfläche des Epistropheus theil; auch bei *Echidna* liegt somit das Atlanto-epistrophicalgelenk durchaus innerhalb der ersten Halswirbelanlage. Damit ist aber ein wichtiger Unterschied gegenüber dem Sauropsiden-Typus des gleichen Gelenkes gegeben. Denn hier nimmt, wie Froriep (1883) für die Vögel feststellte, am Aufbau des Epistropheus auch die hypochordale Spange des zweiten Wirbels theil und bildet die cranialwärts schauende Oberfläche des Epistropheus. Während also nach Froriep's Ausführungen bei den Säugern die Articulatio atlanto-epistrophica streng innerhalb der ersten Halswirbelanlage liegt, ist sie bei Vögeln combinirt: im Zapfengelenk articulirt der Bogen des ersten am Körper des ersten, im „Gesimsgelenk" articulirt der Bogen des ersten am Bogen des zweiten Wirbels. (Dabei ist unter „Bogen" ausser den beiden seitlichen Bogenschenkeln auch die hypochordale Spange verstanden.) Wie bei den Vögeln verhalten sich die Dinge im Princip auch bei Reptilien (Gadow, 1896; Männer, 1899; Schauinsland, 1900, 1905).

Verhält sich nun aber auch *Echidna* bezüglich der morphologischen Natur ihrer Atlanto-epistrophicalverbindung wie ein richtiger Säuger — was angesichts der mancherlei anderen Anklänge an die Sauropsiden-Organisation immerhin hervorhebenswerth ist — so zeigt sie doch einen sehr interessanten Unterschied gegenüber dem Verhalten, das allgemein als typisch für die Säuger gilt: die Einheitlichkeit der genannten Verbindung. Diese Thatsache an sich ist von beiden Monotremenformen schon früher bekannt gewesen. Für *Ornithorhynchus* wird sie von J. F. Meckel (1826) erwähnt. Derselbe sagt vom Epistropheus (1826, p. 11): „Dens totus non tantum, sed corporis quoque facies anterior tota cartilagine obducitur et, deficiente quovis processuum articularium anteriorum vestigio, clarissime eorum confluxu in faciem unam, simplicem, nata apparet. Ceterum dens minime cum Atlante, sed ante ipsum cum occipite modo dicto unitur, ligamento tantum transverso, fortissimo, pone ipsum decurrente, in situ retentus." Und vom Atlas: „corporis facies posterior, ad Epistrophaei partem anteriorem, excepto dente, fovea simplici circumdandam, excavatur." Im „Bronn" giebt Giebel (p. 271) für beide Monotremen an, dass am Epistropheus die Gelenkflächen für den Atlas unter dem Zahn zusammenfliessen, und an den dem genannten Untersucher vorliegenden Skeleten noch durch Naht von dem eigentlichen Epistropheuskörper geschieden waren. Das Factum an sich ist somit nicht neu, scheint jedoch in Vergessenheit gerathen zu sein. Wenigstens finde ich es in wichtigen Werken der modernen Literatur nicht erwähnt, und auch seine Bedeutung für das Verständniss der Atlanto-epistrophicalverbindung überhaupt scheint noch nicht genügend gewürdigt zu sein. Um nur einige einschlägige Werke zu nennen, so vermisse ich die Erwähnung des fraglichen Verhaltens bei Flower-Gadow (1888), Gegenbaur (1898) und auch in dem prächtigen Säugethier-Werke von M. Weber (1904). Es war somit wohl nicht unberechtigt, etwas ausführlicher darauf einzugehen.

Fragt man, welche morphologische Bedeutung der Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes der Monotremen zukommt, so kann darauf wohl mit Sicherheit geantwortet werden, dass hier ein primitives Verhalten, eine Wiederholung des Sauropsiden-Zustandes vorliegt. Denn auch in sonstigen Einzelheiten zeigt der Kopfgelenkapparat von *Echidna* die weitestgehenden Uebereinstimmungen mit dem, wie ihn z. B. *Varanus* zeigt: auch hier blickt die ganze craniale Gelenkfläche des Epistropheus gegen eine von dem Atlas und dem Septum interarticulare gebildete Pfanne, auch hier ragt der Dens, dessen ganze Unterfläche überknorpelt ist, über dem halbmondförmigen Septum in die einheitliche atlanto-occipitale Gelenkhöhle, und besteht somit auch eine Communication beider Gelenkhöhlen. Angesichts dieser Aehnlichkeiten unter-

liegt es wohl keinem Zweifel, dass die Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes der Monotremen als eine Reptilien-Aehnlichkeit und damit als ein primitives Verhalten aufzufassen ist, aus dem sich das typische Säugerverhalten erst durch Zerlegung der einheitlichen Gelenkhöhle in drei herausgebildet hat. Die Thatsache, dass hier bei den meisten Säugern drei Gelenke zu einer functionellen Einheit mit einander combinirt sind, wird jedenfalls am leichtesten verständlich durch den Nachweis, dass diese drei Gelenke früher auch eine anatomische Einheit bildeten.

Für die vergleichend-anatomische Forschung stellt sich damit die interessante und dankbare Aufgabe, die Umgestaltungen des Atlanto-epistrophicalgelenkes in der Säugerreihe zu verfolgen. Dass diese Gelenkverbindung thatsächlich sehr verschieden gebaut sein kann, lehrt schon die flüchtige Betrachtung einer Skeletsammlung, und man braucht ja auch nur an das Verhalten beim Menschen zu denken, um sich eine Vorstellung davon zu machen, dass das Gelenk und die beiden ersten Wirbel recht bedeutende Umwandlungen durchgemacht haben müssen, um von dem Monotremenzustand aus bis zu diesem Stadium zu gelangen. Denn beim Menschen trennt ja der Dens die beiden lateralen Gelenkflächen von einander, und die mittlere, auch noch für den Atlas bestimmte findet sich, ganz entfernt von jenen, vorn an seiner Unterfläche, die ihrerseits in einer Flucht mit der Unterfläche der hinteren Hälfte des Epistropheuskörpers liegt. Im Gegensatz dazu besteht bei *Echidna* eine grosse einheitliche Gelenkfläche ventral vom Dens, und diese geht ohne Unterbrechung in die Gelenkfläche an der Ventralfläche des Dens selbst über, die nicht mehr mit dem Atlas articulirt. Auf zwei Momente wäre somit bei einer vergleichenden Betrachtung das Augenmerk hauptsächlich zu richten: die Isolirung der beiden lateralen Gelenke und die Ausbildung des mittleren zwischen Dens und Atlas. Dabei wird immer im Auge zu behalten sein, dass der Dens nicht etwa eine Bildung ist, die dem übrigen Theil der vorderen Hälfte des Epistropheuskörpers gegenübergestellt werden müsste, sondern dass er mit dieser zusammengehört und sich lediglich durch seine geringeren Dimensionen von ihr unterscheidet, so dass er auch gar nicht als eine gegebene constante Grösse hingenommen werden kann und es keinen principiellen Unterschied ausmacht, ob die mittlere Gelenkfläche auf ihm selbst oder schon ventral von ihm auf dem verbreiterten Theil der Vorderhälfte des Epistropheuskörpers liegt. Jedenfalls liegt hier eine sehr interessante Aufgabe für eine vergleichend-anatomische Untersuchung vor.

Von grösstem Interesse ist die Thatsache, dass die Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes nicht lediglich eine Besonderheit der Monotremen darstellt, sondern auch noch anderen Säugern zukommt. Der Verdacht in dieser Hinsicht wurde in mir erweckt durch die Abbildung, die E. Fischer von der fraglichen Gegend des Maulwurfsschädels giebt (E. Fischer, 1901, Fig. 1). Das Bild gleicht ganz denen, die die Semon'schen *Echidna*-Serien zeigen; die atlanto-epistrophicale Gelenkspalte erstreckt sich auf ihm thatsächlich, hufeisenförmig gestaltet, von einer Seite auf die andere: die beiden Seitentheile liegen zwischen den Massae laterales des Atlas und den Seitentheilen der Vorderfläche des Epistropheus, der mittlere Theil liegt zwischen der Vorderfläche des Epistropheus (ventral vom eigentlichen Dens) und einer dicken Bindegewebsplatte, die, wie bei *Echidna*, die atlanto-epistrophicale Gelenkhöhle von der atlanto-occipitalen trennt. An der Serie, die mir Herr College Fischer freundlichst zur Durchsicht überliess, konnte ich mich davon überzeugen, dass die Fischer'sche Abbildung die Verhältnisse des Schnittes richtig wiedergiebt, nur möchte ich es nicht ganz für ausgeschlossen halten, dass doch zwei sehr dünne Scheidewände, durch die die scheinbar einheitliche Höhle in drei zerlegt wurde, vorhanden gewesen und nur in einigen Schnitten zerstört waren. Die Einheitlichkeit der Gelenkspalte findet sich nämlich nur in einigen Schnitten, während in den übrigen drei von einander getrennte Gelenkspalten vorhanden sind. Hier werden also erst neue Untersuchungen eine definitive Entscheidung ermöglichen. Auf meine Bitte hat aber dann Herr Dr. O. Grosser in Wien die fraglichen Verhältnisse bei Fledermäusen festgestellt und dabei das sehr interessante Factum gefunden, dass bei einer ganzen Anzahl von Formen derselben das Atlanto-epistrophicalgelenk einheitlich ist. Genaueres wird hoffentlich durch den genannten Forscher selbst mitgetheilt werden. Jedenfalls zeigt sich, wie aussichtsreich eine Untersuchung auf diesem Gebiete wäre.

Gegen die Vergleichbarkeit des einheitlichen Atlanto-epistrophicalgelenkes von *Echidna* mit dem bei Sauropsiden könnte das eingewendet werden, was oben schon gesagt wurde, dass nämlich der Epistropheus der Sauropsiden in seiner vorderen, die Gelenkfläche tragenden Partie von der hypochordalen Spange des zweiten Wirbels gebildet wird, so dass die Gelenke bei Säugern und Sauropsiden gar nicht zwischen homologen Theilen liegen. Letzteres ist richtig, würde aber der Vergleichbarkeit der Gelenke nicht im Wege stehen. Man braucht sich nur vorzustellen, dass bei den Säugern die hypochordale Spange des zweiten Wirbels aus der Zusammensetzung des Epistropheus durch den sich vergrössernden Körper des ersten Wirbels allmählich ausgeschlossen wurde. Die phyletische Continuität des Atlanto-epistrophicalgelenkes würde dadurch keine Einbusse erfahren. Untersuchungen, die sich auf zahlreichere Sauropsiden- und Säugerformen erstreckten, dürften auch hier noch manchen Aufschluss geben.

Die Einheitlichkeit der Atlanto-epistrophicalverbindung noch bei *Echidna* ist geeignet, die schon von Froriep scharf genug betonte Thatsache direct ad oculos zu demonstriren: dass die beiden lateralen Atlanto-epistrophicalgelenke, wie sie etwa beim Menschen bestehen, nichts mit den Bogengelenken an der übrigen Wirbelsäule zu thun haben. Dagegen spricht ja auch schon ihr topographisches Verhalten: sie liegen ventral von der A. vertebralis, dem N. spinalis II und dem eigentlichen Querfortsatz, d. h. der hinteren Spange des Gesamtquerfortsatzes, während die Bogengelenke an den übrigen Halswirbeln dorsal von den genannten Gebilden liegen.

2. Articulatio atlanto-occipitalis.

Die Besonderheit der Atlanto-occipitalverbindung von *Echidna* liegt, abgesehen von der noch zu besprechenden Communication mit dem Atlanto-epistrophicalgelenk, in ihrer Einheitlichkeit. Diese Thatsache an sich ist meines Wissens bisher nicht mit Bestimmtheit ausgesprochen worden, wenn auch schon darauf hingewiesen wurde, dass die beiden Hinterhauptscondylen bei *Echidna* sich an der Unterfläche der Schädelbasis einander bis zur Berührung nähern und sogar durch einen über die Schädelbasis hinwegziehenden Knorpelstreifen unter einander verbunden sein können. Ueber mehrere derartige Fälle berichtet Osborn (1900) auf Grund der Feststellungen von B. A. Bensley. Da Letzterer die knorpelige Vereinigung der beiden Condylen unter 7 *Echidna*-Schädeln 5mal fand, und ich selbst sie bei allen 4 in nichtmacerirtem Zustand untersuchten Schädeln ebenfalls feststellte, so muss sie wohl als das gewöhnliche, regelmässige Vorkommniss gelten. Angaben über die Gelenke und ihre Kapseln konnte ich dagegen nicht finden. Durch den Nachweis, dass bei *Echidna* thatsächlich eine einheitliche hufeisenförmige atlanto-occipitale Gelenkspalte besteht, erhalten jene Beobachtungen erhöhtes Interesse. Dass man nicht etwa für die Fälle, in denen die verbindende Knorpelbrücke zwischen beiden Condylen fehlt, annehmen darf, es habe ein doppeltes Gelenk bestanden, braucht wohl kaum besonders betont zu werden. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass die Gelenkhöhle immer einheitlich ist; das Fehlen des erwähnten Knorpelüberzuges (wofern es überhaupt vorkommt) sagt wohl nur, dass zwischen der betreffenden Stelle der Schädelbasis und der ventralen Atlasspange im Allgemeinen nicht der innige Contact herrscht, wie zwischen den Condylen und den seitlichen Theilen der Fovea articularis anterior des Atlas. Dass nicht alle Knochenpartien, die zur Begrenzung einer Gelenkhöhle beitragen, von Knorpel überzogen zu sein brauchen, ist ja eine bekannte Thatsache.

Bisher war nur in einem einzigen Falle unter den Säugern eine Einheitlichkeit des Atlanto-occipital-Gelenkes beschrieben worden, nämlich von E. Fischer (1901 a und b) bei Embryonen von *Talpa europaea*. Hier aber scheint es sich thatsächlich nur um ein embryonales Verhalten zu handeln, wenigstens konnte Fischer an einem von ihm untersuchten älteren Embryo die Einheitlichkeit der Gelenkspalte nicht mehr mit Sicherheit nachweisen. Durch die Verhältnisse bei *Echidna* erlangt nun auch der Fischer'sche

Befund bei *Talpa* eine erhöhte Bedeutung. Man konnte ihn freilich vom ersten Augenblick an als wichtigen Beweis dafür anführen, dass die Monocondylie der Reptilien und die Dicondylie der Säuger keine fundamentalen Gegensätze bedeuten, wie das ja auch FISCHER selbst schon ausgesprochen hat, aber doch war die Möglichkeit, dass ein durch irgend welche Momente bedingtes secundäres Verhalten vorliege, nicht von der Hand zu weisen. Der Befund bei *Echidna* stempelt dagegen auch das Verhalten beim *Talpa*-Embryo als etwas Primitives (s. unten). Ich möchte hier hinzufügen, dass ich auch bei einem 44 mm langen Embryo von *Mus musculus* die gleiche Einheitlichkeit des Atlanto-occipitalgelenkes constatirte, und dass sie nach brieflicher Mittheilung von Herrn Dr. OTTO GROSSER auch bei manchen Fledermäusen sowie bei *Sorex* vorkommt. Dass sich *Ornithorhynchus* ebenso verhält wie *Echidna*, ist wohl anzunehmen. Auch Untersuchungen in dieser Richtung versprechen noch Erfolg.

Ueber die Bedeutung, die dem behandelten Befunde in vergleichend-morphologischer Hinsicht zukommt, kann wohl kein Zweifel herrschen. Zweierlei ist ja nur denkbar: entweder die Einheitlichkeit des Gelenkes bedeutet ein ursprüngliches Verhalten, oder sie ist die Folge eines secundären Zusammenfliessens zweier früher getrennter lateraler Gelenke. Für die letztere Annahme spricht nichts, für die erstere Alles. Das einheitliche Atlanto-occipitalgelenk ist das allgemeine Merkmal der Sauropsiden, aus deren Organisation *Echidna* sich ja auch noch manche andere Ueberbleibsel bewahrt hat, und die Uebereinstimmung wird noch grösser durch die noch zu behandelnde Communication des atlanto-occipitalen Gelenkes mit dem atlanto-epistrophicalen und durch die Einheitlichkeit des letzteren. Der ganze Kopfgelenkapparat bei *Echidna* gleicht auf diese Weise in allen wesentlichen Stücken so völlig dem der Sauropsiden, dass die Annahme eines engeren genetischen Zusammenhanges zwischen beiden sich als ganz unabweisbare Folgerung ergiebt. Der *Echidna*-Befund zwingt zu dem Schluss, dass der diarticuläre Typus, den die meisten Säuger zeigen, sich aus dem monarticulären herausgebildet hat durch Zerlegung der dort einfachen Gelenkspalte in zwei — wie ich das unlängst (1906) bereits ausgesprochen habe.

Diese Erkenntniss zeigt aufs neue, wie sehr die im Rechte waren, die auf das Merkmal der Dicondylie des Säugerschädels im Gegensatz zu der Monocondylie des Sauropsidenschädels nur geringen Werth in phylogenetischer Hinsicht legten und trotz dieses Unterschiedes die morphologische Gleichwerthigkeit des Atlanto-occipitalgelenkes bei beiden genannten Gruppen betonten (FÜRBRINGER, 1900 und 1904; OSBORN, 1900; GAUPP, 1900; E. FISCHER, 1901 a und b; GADOW, 1902), im Gegensatz zu denen, die auf Grund jener Merkmale den Säugerschädel von den übrigen Amniotenschädeln entfernen und enger an den Amphibienschädel anschliessen wollten (HUXLEY, 1880; KINGSLEY, 1900, 1901). Der Befund bei *Echidna* beweist, dass es allerdings auf die Gestaltung des hinteren Schädelendes nicht so sehr ankommt, und schiebt dafür ein anderes Merkmal, das Verhalten der Gelenkhöhle, mehr in den Vordergrund.

Freilich überhebt uns das erlangte Resultat nicht der Aufgabe, auch das Merkmal der Mono- und Dicondylie ins Auge zu fassen und wenigstens den Versuch zu machen, über die Entstehung des einen Typus aus dem anderen einige Klarheit zu erlangen. Ich möchte dieser Frage um so weniger aus dem Wege gehen, als ihre Behandlung in den meisten neueren Arbeiten, wie mir scheint, in eine falsche Bahn gerathen ist und dementsprechend auch zu meines Erachtens irrigen Vorstellungen geführt hat. Ich komme darauf noch zurück und bespreche die Frage zunächst nach eigenem Dafürhalten, wobei ich für die allgemeine Orientirung auf die Darstellung von FÜRBRINGER (1904) verweise.

Monocondylie und Dicondylie.

Das Problem, um das es sich hierbei handelt, ist ein Gestaltungsproblem und lautet meines Erachtens dahin: wie sind aus dem einheitlichen Condylus der Sauropsiden die beiden Condyli der Säuger entstanden, und welche Form des Sauropsiden-Condylus hat vermuthlich den Ausgang gegeben? Mit dieser Fragestellung nehme ich freilich schon einen ganz bestimmten Standpunkt ein, der nicht von allen Forschern getheilt wird: ich gehe von dem monocondylen Sauropsidenzustand aus und leite von ihm den dicondylen Säugerzustand ab. Unter den neueren Autoren sind es besonders Gadow (1902) und Fürbringer (1904, p. 578), die auf dem entgegengesetzten Standpunkt stehen und den Entwickelungsgang vom dicondylen Typus zum monocondylen als den für die meisten Fälle gültigen ansehen. Für meine eigene Stellungnahme zu der Frage ist maassgebend die Anschauung, zu der ich bezüglich des Verhältnisses des Säugerschädels zum Reptilienschädel schon vor einiger Zeit (1900) gekommen bin: der Säugerschädel gehört meines Erachtens mit den übrigen Amniotenschädeln zusammen; als nächste Vergleichsobjecte kommen die Reptilienschädel in Betracht. Nun ist aber der einheitliche Condylus ein durchgehendes Merkmal des Sauropsidenschädels (auf die Verhältnisse bei Gomphodonten und Cynodonten wird noch kurz zurückzukommen sein), und so bleibt wohl nichts übrig, als von ihm auszugehen. Auch das, was oben über die Gelenke gesagt wurde, zwingt zur Aufstellung der gleichen Reihe: monarticulärer und zugleich monocondyler Sauropsidentypus — monarticulärer, aber dicondyler oder wenigstens dicha-monocondyler *Echidna*-Typus — diarticulärer und dicondyler Ditrematentypus (wobei nur noch festzustellen bleibt, wie viele der Ditremata sich dem *Echidna*-Typus anschliessen).

Tritt man den oben gestellten Fragen näher, so ist es vorerst nöthig, die verschiedenen Formen, die der unpaare Condylus der Sauropsiden zeigen kann, etwas genauer ins Auge zu fassen. Das ist ja schon vielfach geschehen, und im Nachfolgenden kann ich natürlich keine neuen Thatsachen geben, aber das Bekannte doch vielleicht unter etwas anderen Gesichtspunkten betrachten, als bisher üblich war. Man kann, wie mir scheint, wenigstens unter den recenten Sauropsidenformen, hauptsächlich drei Formen des Condylus unterscheiden: den nieren-, kugel- und ringförmigen, die aber natürlich durch Uebergänge mit einander verbunden sind. Sehr weit verbreitet, namentlich bei *Sphenodon* und den Sauriern, aber auch bei Schlangen und Vögeln anzutreffen ist der Condylus reniformis, der, nieren- oder halbmondförmig gekrümmt, am Ventralumfang des Foramen occipitale liegt, seine für den Atlas bestimmte überknorpelte Fläche caudal-, ventral- und lateralwärts kehrt, und in dessen dorsale Concavität der Dens epistrophei sich einlagert. Bei manchen Sauriern (Geckonidae) ist diese dorsale Concavität (Fovea dentis) sehr tief, und die beiden lateralen Schenkel des Condylus sind steil aufwärts gerichtet („U-förmiger Condylus"), im Gegensatz zu anderen, wo der Bogen, den der Condylus beschreibt, ein flacherer ist. Ja, es kommt sogar vor, dass die Fovea dentis nicht direct von oben, sondern von oben und hinten her in den Condylus eindringt, so dass ihr Grund schräg nach hinten und ventralwärts abfällt, und der caudale Rand des Condylus von ihr bis zur Ventralfläche unterbrochen wird. Dieses wichtige und interessante Verhalten finde ich bei einem mit *Ascalabotes guttatus* bezeichneten Skelet der Freiburger vergleichend-anatomischen Sammlung; nach der Abbildung von Siebenrock (1895) zu schliessen, scheint auch bei *Moloch horridus* das Gleiche der Fall zu sein, und wahrscheinlich kommt es auch bei anderen Sauriern vor. Vielleicht hat Fürbringer dasselbe Verhalten im Auge gehabt, wenn er darauf hinweist (1900, p. 645, Anm.), „dass der nierenförmige Condylus verschiedener Geckonidae, sowie von *Uroplates* und *Varanus* auch eine tiefe und breite Medianfurche besitzt". Vielleicht ist damit aber auch nur die Fovea dentis überhaupt gemeint, die ich wenigstens bei *Varanus bivittatus* und *Varanus niloticus* rein dorsal gelagert finde, so dass der caudale Rand des Condylus

keine Unterbrechung erleidet. Uebrigens möchte ich doch bemerken, dass ich die oben erwähnte Beobachtung nur an einem macerirten und getrockneten Skelet gemacht habe, so dass eine Controle am überknorpelten Condylus noch wünschenswerth bleibt; aber allerdings möchte ich nach dem ganzen Aussehen der fraglichen Gegend glauben, dass auch am überknorpelten Condylus eine leichte mediane Incisur des caudalen Randes vorhanden war — der erste Zustand eines Condylus bifidus.

Von der medianen Dorsalimpression, der Fovea dentis, die auch der überknorpelte Condylus zeigt, sind wohl auseinanderzuhalten die beiden, jederseits von der Mittellinie gelegenen Furchen, die sich am macerirten Condylus namentlich junger Thiere finden können, und die den Knochengrenzen (Basioccipitale und Pleuro-occipitalia) entsprechen. Sie haben dazu geführt, von einem dreitheiligen Condylus zu sprechen (C. tripartitus), womit aber nur die Betheiligung dreier Knochenterritorien am Aufbau des Condylus ausgedrückt ist. Am Relief des überknorpelten Condylus macht sich die Dreitheiligkeit nicht bemerkbar, wie ich in einer ganzen Anzahl von Fällen feststellte. Für das uns interessierende Formproblem hat sie zunächst keine Bedeutung und wird erst später zur Sprache kommen. Doch mag schon hier besonders hervorgehoben werden, dass die drei Stücke neben einander, in einer Linie, angeordnet sind. Ich werde daher diese Anordnung kurz als linear bezeichnen.

Eine zweite Hauptform des Sauropsidencondylus ist mehr oder minder ausgesprochen kugelförmig und kann daher Condylus globiformis heissen; sie findet sich bei Crocodilen und manchen Vögeln.

Endlich ist eine ganz besondere Form des Condylus anularis, wie ihn die Schildkröten und manche Schlangen zeigen: hier ist die Gelenkfläche ringförmig um die tiefe centrale Fovea dentis herumgelegt. Am macerirten Schädel von Thieren, bei denen die Knochengrenzen noch deutlich sind, zeigt sich auch dieser Ring aus drei Abschnitten zusammengesetzt, von denen die zwei oberen, in der Mittellinie zusammenstossenden den Pleuro-occipitalia angehören, während der dritte, der sich von unten her zwischen jene beiden einschiebt, zum Basi-occipitale gehört. Auch dieser Condylus wird daher als dreitheilig oder dreilappig (tripartitus) bezeichnet, die Anordnung der Theile ist aber eine ganz andere (kleeblattförmig) als die bei dem nierenförmigen Condylus. Ich werde sie kurzweg als trigonal bezeichnen. Die Zusammensetzung des Ringes aus drei Stücken kann sich selbst am überknorpelten Condylus etwas durch leichte Impressionen der Fläche und durch Einziehungen am Rande bemerkbar machen, wie ich an einem grossen *Chelone*-Kopf finde. Andere Schildkröten zeigen am überknorpelten Condylus nichts davon. Jedenfalls ist die Grundform dieses Condylus immer die des Ringes.

Auf die Entstehung der verschiedenen Formen kann hier nicht eingegangen werden; ich will nur beiläufig bemerken, dass dabei das Verhalten der Chorda dorsalis zur Basalplatte des Chondrocraniums eine wichtige Rolle spielt: der nierenförmige Condylus und, nach Parker's Abbildungen (1883), auch der kugelförmige der Crocodile bilden sich hypochordal, der ringförmige perichordal. Das phylogenetische Arrangement der drei Formen anlangend, so glaube ich, dass der nierenförmige Condylus die Ausgangsform darstellt, von der aus sich die übrigen ableiten. Das widerspricht einer sehr verbreiteten Vorstellung, die den kugelförmigen Crocodilcondylus als Ausgang nimmt, aber diese Anschauung beruht auf der Befangenheit gegenüber der Frage nach der Betheiligung der Knochenterritorien am Aufbau des Condylus, wie noch erörtert werden soll.

Betrachtet man die genannten Formen des Condylus mit Rücksicht auf die Frage nach der Entstehung der doppelten Säugercondylen, so ergiebt sich, dass der Condylus reniformis am leichtesten die Ableitung der Säugerzustände gestatten würde. Man hat dazu nur zwei Vorgänge anzunehmen: einerseits ein weiteres Emporgreifen der lateralen Schenkel des Condylus am Seitenumfang des Foramen occipitale magnum, und andererseits das Auftreten einer medianen Unterbrechung des Condylus, einer Unterbrechung,

die man sich am einfachsten als durch die Bildung einer von hinten her in die Schädelbasis einschneidenden medianen Incisura intercondyloidea bewirkt vorstellen kann. Dieser Vorstellung fügt sich das Verhalten von *Echidna* vollkommen, denn hier sind durch die mediane Incisur bereits zwei stark vorspringende Condylen gebildet, aber die Gelenkflächen derselben hängen am vorderen Rande der Incisur noch zusammen. Man kann darin eine Weiterbildung der oben als Condylus bifidus bezeichneten Condylenform erkennen, einen Ausbildungsgrad dieser Form, der als letzte Vorstufe vor dem Condylus duplex betrachtet werden kann.

Durch die Annahme der beiden genannten Vorgänge würde sich die Entstehung der beiden Condylen aus einem erklären, und auch die Zerlegung des ursprünglich einheitlichen Gelenkes als Folgeerscheinung dieser Zerlegung verstehen lassen. (Man kann zum Vergleich an die Verhältnisse des menschlichen Kniegelenkes denken, wo die beiden Condylenflächen des Oberschenkels hinten durch eine Incisura intercondyloidea getrennt werden, vorn aber in einander übergehen, und im Anschluss daran eine in verschiedenem Grade vollständige Theilung des Gelenkes in zwei Hälften besteht. Natürlich stimmt das Beispiel nicht in allen Einzelheiten.)

Fragt man, wodurch die beiden angenommenen Vorgänge etwa bedingt gewesen sein könnten, so lässt sich darauf wenigstens mit einigen Vermuthungen antworten. Zunächst mag eine Anschauung erwähnt sein, die von J. F. Meckel (1825, p. 475) vertreten wird, und nach der die Anwesenheit zweier Hinterhauptsgelenkhöcker bei den Säugern „unstreitig in der stärkeren Entwickelung des Gehirns und dadurch des Schädels, vorzüglich in seitlicher Richtung“ begründet ist, „wodurch der bisher einfache mittlere Höcker in zwei Seitenhälften auseinanderweicht“. Ich glaube nicht, dass diese Anschauung, wenigstens in dem Sinne, wie sie offenbar gemeint ist, richtig ist. Denn das Foramen occipitale magnum an dessen Ventralumfang der einfache Sauropsidencondylus liegt, nimmt ja an der Verbreiterung des Schädels kaum Antheil, da es das schon wieder verschmälerte Rückenmark hindurchtreten lässt. Ausserdem aber erscheinen bei dieser Betrachtungsweise die Condylen zu sehr als etwas Gegebenes, in sich Unveränderliches. So möchte ich die Dinge aber nicht auffassen. Meines Erachtens handelt es sich hier um Umformungsprocesse: nicht die beiden Hälften des einheitlichen Condylus wandern als selbständige Grössen von einander, sondern die Condylusbildung ändert ihren Ort. Das kann natürlich nur Hand in Hand gehen damit, dass andere, mehr lateral und dorsal gelegene Theile des Schädels und des Atlas mit einander in Articulation treten. Um hierin wenigstens vorläufig etwas deutlicher zu sehen, mag es erlaubt sein, die Zweck- resp. Nutzensfrage zu erheben: was wird die Folge sein, wenn die Articulationsstelle zwischen Atlas und Hinterhaupt sich vom ventralen Umfang des Foramen occipitale aus mehr nach beiden Seiten hin vergrössert? Mir scheint, dass das in erster Linie eine grössere Festigkeit der Verbindung, allerdings auf Kosten der Beweglichkeit, bedingen wird. Dass mit der Verbreiterung der Anlagerungsstelle des Schädels auf der Wirbelsäule die Verbindung zwischen beiden fester und sicherer werden muss, bedarf keines Beweises. Und hier könnte man recht wohl die Verbreiterung der Schädelhöhle durch die stärkere Entwickelung des Gehirns als ein Moment herbeiziehen, das indirect jene grössere Sicherung der Verbindung zur Folge hatte. Aber auch, dass die Beweglichkeit dadurch und erst recht durch die Zerlegung des einheitlichen Condylus in zwei leiden musste, scheint mir sicher. Allerdings befinde ich mich damit in Widerspruch mit Max Weber, der (1904, p. 42) ganz im Gegentheil bemerkt: „Diese Verlagerung auf die Exoccipitalia machte aus den Condyli Theile eines grösseren Kugelabschnittes und gab damit dem Kopfe grössere Excursionsmöglichkeit als dem kleineren, wenn auch dreitheiligen Monocondylus der Sauropsiden. Hierin lag aber ein Fortschritt.“ Mir scheint das ein Trugschluss zu sein. Selbst angenommen, die beiden Condyli bildeten zusammen Theile einer Kugeloberfläche — was vielleicht ursprünglich der Fall gewesen sein

mag, jetzt aber bei den meisten Säugern sicher nicht mehr zutrifft — so würde doch die Vergrösserung des Kugelradius und die Verwerthung nur zweier beschränkter Kugelausschnitte zur Gelenkbildung sicherlich nur als Excursions-beschränkendes Moment in Betracht kommen können. Denn auf der kleinen Kugel, die der einfache Condylus der Sauropsiden bildet (auf die genaue Kugelform kommt es bei dieser Ueberlegung nicht an), würde die absolute Länge des Weges, den ein Punkt zurücklegen muss, wenn er sich um einen bestimmten Winkel bewegt, nur sehr klein sein, oder praktisch ausgedrückt: bei der kleinen Kugel wird eine nur geringe Verschiebung der Gelenkflächen an einander schon einen beträchtlichen Winkelausschlag, d. h. eine Kopfbewegung von bedeutender Excursionsgrösse zur Folge haben. Dagegen würde für denselben Winkelausschlag auf der grossen Kugel eine viel grössere Verschiebung der Gelenkflächen über einander nöthig sein, was zunächst eine viel stärkere Zerrung und Verlagerung der umliegenden Weichtheile zur Folge haben würde, vollends aber durch die Verwendung von nur zwei beschränkten Kugelausschnitten sehr bald unmöglich werden müsste, da hier die Ausnutzung der Gesammtkugeloberfläche in sehr enge, durch die Grösse der Gelenkflächen und das Verhalten der Kapseln bedingte Grenzen gebannt wird. Thatsächlich ist ja auch das Atlanto-occipitalgelenk der Säuger im Wesentlichen ein Nickgelenk, also auf die Bewegung beschränkt, bei der in den beiderseitigen Gelenken gleichsinnige Verschiebungen erfolgen, und von den anderen Bewegungsmöglichkeiten, die ihm auf Grund der obigen theoretischen Erwägung wohl einmal zukamen, wird kein oder höchstens nur ein sehr geringer Gebrauch gemacht. Dementsprechend zeigt auch die Form der Condylen häufig schon auf den ersten Blick, dass ihre Oberflächen jedenfalls nicht Theile einer gemeinsamen Kugelfläche bilden.

Die Vergrösserung der beiden Seitenschenkel des ursprünglichen nierenförmigen Condylus, die Zerlegung desselben in zwei und damit die Zerlegung des vorher einheitlichen Gelenkes in zwei bedeutete also sicherlich eine grössere Festigkeit, zugleich aber eine Beschränkung der Beweglichkeit in dem vorderen Kopfgelenk. Es wäre interessant, speciell zu ermitteln, ob nicht dementsprechend (compensatorisch) das Atlanto-epistrophicalgelenk der Säuger eine grössere Bewegungsfreiheit gewinnt, als es bei den Reptilien besass.

Was dann die Trennung der beiden Condylen von einander anlangt, so scheint mir das Verhalten bei *Echidna*, wo trotz starker Prominenz der Condylen in caudaler Richtung doch ihre mediane Vereinigung durch Knorpel noch fortbesteht, darauf hinzuweisen, dass dabei die Entstehung einer medianen Incisura intercondyloidea der ursprüngliche Vorgang war. Als das erste ursächliche Moment, das dabei wirksam war, kann vielleicht der Dens epistrophei angesehen werden. Auf diese Vermuthung muss man kommen, wenn man den nierenförmigen Condylus der Saurier ins Auge fasst. Hier liegt der Dens epistrophei auf der Dorsalfläche des Condylus und bedingt da einen Eindruck, die Fovea dentis, die, wie oben bemerkt, manchmal recht tief sein kann, aber für gewöhnlich nur von dorsal her eingedrückt ist und somit den caudalen Rand des Condylus nicht bis zur Ventralfläche durchschneidet — was offenbar damit zusammenhängt, dass die Längsaxe des Dens epistrophei etwa die gleiche Richtung hat wie die Längsaxe des Schädels. Daneben zeigte bei *Ascalabotes guttatus* die Fovea dentis einen schräg nach hinten abfallenden Grund, so dass wirklich eine Spaltung des Condylus bis zur Ventralfläche zu Stande kam — doch wohl als Ausdruck dafür, dass hier die Längsaxe des Dens mit der der Schädelbasis einen stumpfen Winkel bildete. Darin liegt, glaube ich, ein Fingerzeig, wie aus dem einfachen nierenförmigen Condylus ein Condylus bifidus und dann zwei Condylen werden können. Denkt man sich von dem Saurierzustand aus den Schädel in einem Winkel gegen den Epistropheus ventralwärts abgeknickt, so würde sich als nothwendige Folge davon ein Durchschneiden des Dens durch den ventro-caudalen Rand des Condylus und damit eine Zerlegung des letzteren in zwei Hälften ergeben. Nun ist aber thatsächlich der Schädel der

meisten Säuger so auf der Wirbelsäule situirt, dass seine Längsaxe mit der des Dens epistrophei einen Winkel bildet, und speciell für *Echidna* wurde oben (p. 501) erwähnt, dass, wenn man die beiden ersten Wirbel und den Schädel in die Stellung zu einander bringt, bei der die Flächen am besten auf einander passen, der Dens des Epistropheus mit der Schädelbasis etwa einen rechten Winkel bildet und sich so in die Incisura intercondyloidea einlagert, dass sein Vorderrand dem Vorderrand dieser Incisur anliegt.

Mir scheint also, dass man in der That dem Dens epistrophei eine Bedeutung bei der ersten Herstellung der Incisura intercondyloidea wird beimessen dürfen. Später freilich hat er sich dann zurückgezogen, so dass er jetzt bei den meisten Säugern nicht mehr selbst bis zum Schädel reicht, sondern mit diesem nur durch Bänder (Ligg. alaria, Lig. apicis dentis) verbunden und im Uebrigen auf den ventralen Atlasbogen beschränkt bleibt, eine Reduction, die vielleicht sogar eine kleine Aenderung seiner morphologischen Natur bedeutet (s. p. 512). Wenn trotzdem die Incisura intercondyloidea erhalten bleibt, so dürfte das auf Rechnung des Rückenmarkes kommen, für das ja durch Schaffung der Incisur die Möglichkeit gegeben war, in sanfterem Bogen in den Schädel überzugehen, als wenn der Raum zwischen beiden Condylen ausgefüllt, also ein einheitlicher Condylus vorhanden wäre, und das an der Herstellung oder wenigstens an der Vergrösserung der Incisur wohl auch direct betheiligt war.

So würde also in letzter Instanz immer die Winkelstellung zwischen Wirbelsäule und Schädel es sein, die bei den Säugern für die Entstehung der beiden Condylen aus einem maassgebend war. Und dieser Schluss erfährt eine erwünschte Bestätigung durch die Thatsache, dass bei den Cetaceen, wo jene Winkelstellung nicht besteht, sondern der Schädel etwa die Richtung der Wirbelsäule fortsetzt, auch eine Incisura intercondyloidea ganz oder fast fehlt, und die grossen flachen Condylen in der Mittellinie fast zusammenstossen. Dass man das als secundären Zustand aufzufassen hat, ist wohl fraglos.

Als Consequenz der auseinandergesetzten Vorstellung ergiebt sich die Annahme einer Ungleichwerthigkeit des Foramen occipitale magnum: dasselbe hätte danach bei den Säugern eine Vergrösserung in die Schädelbasis hinein erfahren. Dadurch, dass der neue hinzugekommene Abschnitt in einer anderen Ebene liegt, als der alte, ist er gegen den letzteren bei den meisten Säugern leidlich gut abzugrenzen; beim Menschen bedingt die Verlagerung des ganzen Foramen occipitale an die Basis cranii, dass beide Theile ohne Grenze in einander übergehen.

Wie weit sich der eben gegebene Erklärungsversuch als begründet herausstellen wird, muss die Zukunft lehren; jedenfalls glaube ich, dass die von mir eingeschlagene Betrachtungsweise die richtige ist, da sie die Entstehung der Dicondylie aus der Monocondylie im Zusammenhang mit sonstigen Veränderungen der Organisation zu verstehen sucht. Die Möglichkeit hierzu liegt, wie ich gezeigt zu haben glaube, vor, wofern wir den Condylus reniformis als Ausgang nehmen; dagegen vermag ich die beiden anderen Condylenformen nicht in dieser Weise als brauchbar zu betrachten. Der Condylus globiformis, wie ihn die Crocodile und manche Vögel besitzen, erscheint mir durchaus nicht als die primitive Condylusform, für die er meist gehalten wird, denn bei ihm ist die Verbindung des Dens epistrophei mit dem Schädel fast gelöst, wie weiter unten noch gezeigt werden soll, während wir doch wohl, wenigstens für die Ableitung der Säuger, von einem Zustand auszugehen haben, wo eine innigere Verbindung zwischen beiden genannten Theilen besteht. Das gleiche Moment, nämlich die Art der Verbindung des Dens epistrophei mit der Schädelbasis, lässt aber auch den Condylus anularis, wie ihn die Schildkröten zeigen, als wenig geeignet für den gedachten Zweck erscheinen, was freilich genauer erst bei Besprechung der Gelenke sich ergeben kann. Ein anderes Moment, das gegen die Ableitung der Säugercondylen vom Condylus anularis spricht, die trigonale Anordnung der Componenten, wird gleich noch zur Sprache kommen.

Im Vorstehenden habe ich die Frage der Mono- und Dicondylie als das behandelt, was sie ist: ein Formproblem, und habe dabei ganz abgesehen von der Antheilnahme der Knochenterritorien (Basioccipitale und Pleurooccipitalia) an der Herstellung des einfachen oder doppelten Condylus. Hierüber mögen denn jetzt noch einige Bemerkungen nachgeholt werden. Fragt man, welche Anordnung der genannten drei Knochenterritorien man für die Ableitung der Verhältnisse bei den Säugern als Ausgangszustand verlangen muss, so ist die wohl selbstverständliche Antwort darauf die, dass man das Verhalten zu Grunde zu legen hat, das für die Säuger als Regel gilt: d. h. den Zustand, wo der mittlere Theil der Schädelbasis (caudalwärts bis zum Foramen occipitale magnum) von dem Basioccipitale eingenommen wird, und diesem sich seitlich, in einiger Entfernung von der Mittellinie, die Pleurooccipitalia anschliessen. Wie gross der Antheil ist, den diese Territorien an der Bildung der beiden Condylen nehmen, ist dabei ganz gleichgültig; es ist bekannt, dass die Grenzen der Condylen von denen der Knochen unabhängig sind, und dass vielfach, z. B. schon bei den Monotremen, aber auch noch beim Menschen, die Grenze zwischen dem Basi- und dem Pleurooccipitale jeder Seite durch einen Condylus hindurchgeht.

Formen, die die gleiche Anordnung der Knochen zeigen, giebt es unter den Reptilien genug, und der Condylus reniformis, von dem ich oben ausgegangen bin, zeigt ja ganz typisch diese Zusammensetzung. Wie weit er sich schon auf die Pleurooccipitalia ausdehnt, ist auch hier von untergeordneter Bedeutung, da ja für die Säuger so wie so ein Weitergreifen auf dem Gebiete derselben angenommen werden muss. Vom Standpunkt der Knochenanordnung aus wäre also selbst ein rein basioccipitaler Condylus brauchbar, um als Ausgangszustand für die beiden Säugercondylen zu dienen, wofern nur die Pleurooccipitalia sich ihm seitlich anschlossen. Dagegen wäre für den gleichen Zweck der Condylus anularis allerdings nicht oder doch nicht so gut brauchbar, weil hier in Folge einer ganz besonderen Entwickelungsrichtung die beiden Pleurooccipitalia dorsal von dem Basioccipitale zur medianen Vereinigung kommen und das letztere von der Begrenzung des Foramen occipitale magnum ausschliessen. Diese trigonale Knochenanordnung, von der ganz allgemein, und meiner Ansicht nach mit Recht, angenommen wird, dass sie sich aus der linearen, wie sie Rhynchocephalen, Saurier, Crocodile zeigen, erst entwickelt hat, müsste also wieder in die lineare zurückverwandelt werden, wenn der Säugerzustand herauskommen sollte, d. h. der Weg über den Condylus anularis würde für die Säugercondylen zum mindesten einen Umweg bedeutet haben, während der Anschluss derselben an den Condylus reniformis ein ganz directer ist.

Die hier durchgeführte Betrachtungsweise mit ihrer scharfen Trennung des rein formalen und des territorialen Gesichtspunktes weicht sehr wesentlich von der ab, die neuerdings bei der Behandlung des gleichen Problemes gebräuchlich ist, und die sich gerade durch eine Verquickung der beiden genannten Gesichtspunkte charakterisirt. Die hierdurch bedingte Verschiebung der Frage hat kürzlich (1904) schon Fürbringer hervorgehoben, auf dessen vortreffliche Darstellung ich ja schon mehrfach verweisen konnte und auch hier bezüglich weiterer Belege aus der Literatur verweise. Hier möchte ich nur kurz noch auf die Resultate jener Behandlungsweise eingehen, wie sie ganz besonders durch Osborn formulirt worden sind. Osborn unterscheidet geradezu vier Typen des hinteren Abschlusses des Schädels zur Verbindung mit der Wirbelsäule, bei deren Aufstellung eben jene beiden Momente Verwendung finden: 1) den typischen monocondylen Zustand, bei dem der einfache Condylus nur dem Basioccipitale angehört, und die Pleurooccipitalia sich nicht an der Articulation mit dem ersten Wirbel betheiligen (z. B. *Alligator*, *Ichthyosaurus*); 2) den dreigetheilt-monocondylen, bei dem das Basioccipitale und die zwei Pleurooccipitalia sich, in verschiedenem gegenseitigen Verhältniss, an der Herstellung des einfachen Condylus betheiligen (hierher rechnet Osborn sehr verschiedene Condylusformen: den von *Iguana*, *Python*, *Chelone*, *Testudo*, *Dicynodon*); 3) den dicondylen Uebergangstypus (dicondylic, transitional), charakterisirt

durch paarige Condylen, die hauptsächlich von den Pleurooccipitalia, und nur theilweise vom Basioccipitale gebildet werden (*Cynognathus* und gewisse Säuger); 4) den typischen dicondylen Zustand, mit paarigen pleurooccipitalen Condylen, „basioccipital element cartilaginous or reduced in median line“ (hierzu zählt OSBORN Amphibien wie *Rana* und *Mastodonsaurus*, sowie gewisse Säuger). In der genannten Reihenfolge schliesst OSBORN auch die vier Typen an einander an „morphologically, not genetically“. Damit ist wohl gemeint, dass OSBORN sich nur die vier Condylustypen in der genannten Reihenfolge aus einander hervorgegangen denkt, nicht aber auch ihre jeweiligen Besitzer. Doch auch so muss die OSBORN'sche Reihe als eine künstliche und willkürliche erscheinen, wenn man sich nicht damit begnügt, bloss das Relief des macerirten Condylus zu betrachten, sondern den ganzen Kopfgelenkapparat ins Auge fasst, von dem doch der Condylus occipitalis nur einen Bestandtheil bildet. So wurde, um nur Eines anzuführen, schon oben ausgesprochen, dass z. B. der kugelige Condylus, wie ihn die Crocodile besitzen, durchaus nicht eine primitive, sondern im Gegentheil eine einseitig ausgebildete Condylusform darstellt, wie sich das besonders aus dem Verhalten des Dens epistrophei zu ihm ergiebt.

Doch das nebenbei; hier kommt es zunächst auf die Frage nach der Herkunft der Säugercondylen an, die sich OSBORN, ebenso wie ich, aus der Zerlegung eines einheitlichen Reptiliencondylus hervorgegangen denkt, nur in sehr anderer Weise. OSBORN sagt: „the mammalian occipital condyles arose from a reptilian tripartite type by the reduction of the median basioccipital element and the expansion of the lateral exoccipital elements“. So ähnlich diese Schlussfolgerung auch der zu sein scheint, zu der ich selbst oben gekommen bin, so zeigt doch die von OSBORN aufgestellte Reihe, dass er sich die Dinge ganz anders vorstellt, als ich. Die Einfügung des Testudinatencondylus in die Reihe lehrt das ohne weiteres. Von ihm aus denkt sich OSBORN, wie seine Abbildungen ergeben, die weitere Entwickelung zum Säugerverhalten so, dass der ventrale dem Basioccipitale angehörige Medianlappen noch weiter reducirt worden sei; dadurch wären zunächst zwei in der Mittellinie zusammenstossende pleurooccipitale Condylen entstanden, die dann natürlich wieder durch das sich verbreiternde Basioccipitale auseinandergetrieben sein müssten, wenn das typische Säugerverhalten herauskommen sollte. Das Irrige dieser Betrachtungsweise liegt meines Erachtens darin, dass hier die pleurooccipitalen Componenten des einheitlichen Condylus kurzweg als die Vorläufer der Säugercondylen betrachtet und mit diesen identificirt werden. Und doch erhalten sie das Aussehen von selbständigen Bildungen nur durch die Knochengrenzen, während die Befunde bei den Säugern zeigen, dass die als Condylen anzusprechenden Prominenzen von den Knochengrenzen unabhängig sind. Bei OSBORN erscheinen die Condylen mehr als gegebene Grössen, die an bestimmte Knochenterritorien gebunden und demnach auch in ihrer Lage von der Ausdehnung dieser Territorien abhängig sind, während nach meiner Ansicht nicht die Condylen als solche irgendwelche Wanderungen und Verschiebungen durchmachen, sondern nur die Condylus*bildung* ihren Ort ändern, von einem Territorium auf das andere übergehen kann.

Thatsächlich wurde denn auch oben schon darauf hingewiesen, dass die Ableitung der Säugercondylen von einem ringförmigen Condylus mit „trigonaler“ Anordnung der Componenten zum mindesten einen Umweg voraussetzt, wohingegen der Anschluss der Säugercondylen an den nierenförmigen Sauropsidencondylus mit linearer Anordnung der Componenten ein unmittelbarer ist. Der Umstand, dass die lineare Anordnung der Condyluscomponenten unter den Sauropsiden sehr weit verbreitet, die trigonale dagegen auf wenige Gruppen beschränkt ist, macht die Annahme jenes Umweges nicht gerade leichter.

Das Hauptargument, worauf sich diese Annahme stützen kann, ist, dass sich von jenem trigonal getheilten Condylus der *Cynognathus*- und *Gomphognathus*-Condylus herzuleiten scheint, der eine gewisse

Aehnlichkeit mit den Säugercondylen darbietet. Indessen lässt sich doch gegen die Vorstellung, dass hier wirklich verwandtschaftliche Zusammenhänge bestehen, mancherlei vorbringen. Zunächst kann jedenfalls von einer völligen Uebereinstimmung zwischen dem Condylus der genannten Theriodonten und den Condylen der Säuger gar keine Rede sein. Der *Cynognathus*- und *Gomphognathus*-Condylus war thatsächlich ein einheitlicher, wie das SEELEY, der ihn ja sehr genau beschrieben hat, wiederholt betont (1894, 1895a und b). Selbst aus den fossilen Resten ergab sich, dass die beiden „Condylen" an der Basis vereinigt waren, und SEELEY erwähnt auch mehrfach, dass die trennende Incisur sehr schmal war und daher zwischen beiden Hälften eine viel grössere Annäherung bestand, als bei den Säugern. (Z. B. heisst es vom Condylus der Gomphodontia 1895a, p. 1: „Each condyle is transversely wide, and convex, and together they form a curve, which differs from most Mammals in the smallness of the median vertical notch between them, which is scarcely so much developed as in certain Cetacea"; und vom *Cynognathus*-Condylus 1895b, p. 129: „the occipital plate shows the two occipital condyles in rather closer approximation than is usual in Mammalia".) Auf diesen Unterschied hat schon FÜRBRINGER mit Nachdruck hingewiesen (1904), der dementsprechend auch die Stenocondylie der Sauropsiden der Eurycondylie der Mammalier gegenüberstellt. Jedenfalls also würde man in dem einheitlichen Condylus bifidus der Gompho- und Cynodontia immer nur eine erste Stufe zur Entstehung der Säugercondylen zu sehen haben. Aber auch als solche ist er recht fragwürdiger Natur. SEELEY schildert, und OSBORN legt sogar besonderen Werth darauf, dass die beiden Condylushälften bei *Gompho*- und *Cynognathus* von den Pleurooccipitalia gebildet werden, die somit in der Mittellinie zusammenstossen. (Freilich sind SEELEY's Angaben in dieser Hinsicht durchaus nicht ganz bestimmt.) Speciell die von OSBORN nach SEELEY copirte Abbildung des *Cynognathus*-Condylus zeigt, dass der Einschnitt zwischen den beiden Condylushälften direct in die mediane Naht zwischen den beiden Pleurooccipitalia übergeht. Abgesehen davon, dass unter diesen Umständen noch gar nicht einmal klar ist, wie weit auch noch der Einschnitt zwischen den beiden Condylushälften als Fugenfurche zu gelten hat und somit von Knorpel ausgefüllt war, bleibt auch hier wieder die mediane Vereinigung der Pleurooccipitalia ein die Ableitung des Säugerzustandes erschwerendes Moment. OSBORN leitet den *Cynognathus*-Condylus von einem trigonal-dreitheiligen Condylus ab und lässt somit die basioccipitale Componente ventralwärts verdrängt sein, SEELEY scheint dieselbe dorsal von den Pleurooccipitalia zu vermuthen, was natürlich gegen die OSBORN'sche Ableitung spräche, jedenfalls aber war diese Componente verdrängt und nahm an der Begrenzung der Incisura intercondyloidea keinen Antheil. Das entspricht durchaus nicht dem typischen Säugerverhalten und kann auch nicht als primitiv angesehen werden, denn schon bei den Monotremen ist, wie die Abbildungen bei VAN BEMMELEN (1901) zeigen, die Breitenausdehnung des Basioccipitale am Vorderrand der Incisura intercondyloidea eine recht beträchtliche. Man wird aber gerade hier die Verhältnisse bei den Monotremen nicht kurzweg als secundär bezeichnen können, als sie in allen anderen Punkten einen ganz ausgesprochen primitiven Charakter tragen (Uebergang beider Condylenflächen in einander, Einheitlichkeit des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes, Vereinigung beider). Oder sollte die Reihe der Säugercondylen mit denen der Cetaceen eröffnet werden?

Ein anderes Bedenken kommt dazu, nämlich die Frage: wie verhielt sich denn der Dens epistrophei bei dem Theriodontencondylus? Dem gewöhnlichen nierenförmigen Sauropsidencondylus liegt der Dens dorsal auf; bei dem ringförmigen Testudinatencondylus wird er von den beiden Pleurooccipitalia überlagert; nimmt man nun an, dass aus diesem letzteren Zustand der Condylus bifidus der Gomphodonten und Cynodonten in der von OSBORN gewollten Weise hervorgegangen sei, so muss man wohl auch schliessen, dass dabei der Dens ganz ventralwärts verdrängt gewesen sei. Das wäre aber mit den Säugerverhältnissen

ganz unvereinbar. Man sieht, die Frage ist nicht so einfach, wie sie der oberflächlichen, nur die groben Formverhältnisse macerirter oder fossiler Schädel berücksichtigenden Betrachtung erscheint.

Diesen Bedenken gegenüber muss es immer wieder als das Naturgemässere erscheinen, die Säugercondylen von einem nierenförmigen Sauropsidencondylus abzuleiten, der in seiner mittleren Partie vom Basioccipitale, in seinen beiden Seitentheilen von den Pleurooccipitalia gebildet wurde. Der Condylus bifidus der mehrfach genannten Theriodontia würde sich dann auf selbständigem Wege entwickelt haben und nur eine äusserlich ähnliche Convergenzerscheinung mit dem Condylus bifidus der Monotremen darstellen. Durch welche Momente sein Zustandekommen etwa hätte bedingt sein können, wird einer besonderen Untersuchung bedürfen; jedenfalls aber bildet die Zerlegung des einfachen Condylus in zwei nicht einen so complicirten Vorgang, dass derselbe nicht von verschiedenen Ausgangszuständen aus mehrfach selbständig erfolgt sein könnte — woraus aufs neue die von Fürbringer wiederholt ausgesprochene Mahnung sich ergiebt, jenes Merkmal in taxonomischer Hinsicht nicht zu überschätzen.

Für die Dicondylie der Säuger aber stehe ich nicht an, zu behaupten, dass dieselbe aus der Monocondylie der Sauropsiden hervorgegangen sei, und betrachte als Ausgangsform den nierenförmigen Condylus, an dessen Zusammensetzung sich das Basioccipitale und die zwei Pleurooccipitalia in Nebeneinanderlagerung betheiligen, während ich die von Osborn aufgestellte Condylenreihe als eine willkürliche und den natürlichen Entwickelungsgang nicht wiedergebende ansehen muss.

Im Vorstehenden bin ich nur auf die Osborn'sche Arbeit etwas genauer eingegangen, doch ist, wie schon bemerkt, die ausschliesslich oder vorwiegend „territoriale" Behandlung der Condylusfrage die fast allgemein herrschende. Dabei werden die Säugercondylen meist kurzweg als „exoccipitals" bezeichnet, und wird die Thatsache, dass oft genug auch das Basioccipitale an ihrer Zusammensetzung theilnimmt, einfach ignorirt. So sagt Kingsley (1900, p. 252) von ihnen geradezu: „the condyles are restricted to the exoccipitals from the first, and the basioccipital shows no sign of participation in their formation". Das ist aber eine thatsächliche Unrichtigkeit. Unter den Ausführungen von Gadow (1902) ist eine, mit der ich übereinstimmen kann, nämlich die, dass der ausschliesslich basioccipitale Gelenkkopf, wie er sich bei Crocodilen, Ichthyosauriern und Vögeln ausgebildet hat, nicht einen Ausgangs-, sondern einen Endzustand darstellt. Dagegen kann ich mich durchaus nicht der Ansicht anschliessen, dass der einheitliche Sauropsidencondylus überhaupt aus der Vereinigung zweier ursprünglich getrennten Condylen hervorgegangen sei; vielmehr gehe ich für die Amnioten, wie wiederholt betont, von einem einheitlichen (nierenförmigen) Condylus aus. Dass irgendwelche Beziehungen desselben zu den beiden Amphibiencondylen bestehen, ist im höchsten Grade zweifelhaft, wie noch unten zur Sprache kommen soll.

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Atlanto-occipitalgelenkes der Amnioten scheint mir dann nach allen vorliegenden Zeugnissen dahin beantwortet werden zu müssen, dass wir darin eine Bildung zu sehen haben, die mit dem Atlanto-epistrophicalgelenk, wie es sich bei Sauropsiden findet, auf eine Stufe zu stellen ist. Dieses Gelenk bildet sich hauptsächlich zwischen den hypochordalen Spangen des ersten und des zweiten Wirbels mit geringer Betheiligung der anschliessenden Bogentheile. Im Atlanto-occipitalgelenk liegen die Dinge ähnlich. Vom Atlas sind es ja genau die gleichen Theile, die in die Gelenkbildung eingehen, und ebenso kann auch der in Betracht kommende Theil der Schädelbasis einer hypochordalen Spange (resp. einem Complex von solchen) verglichen werden.

Diese Auffassung wurde ja oben schon (p. 512) sehr eingehend discutirt. Und selbst wenn sie in der strengen Form („der hintere Theil der occipitalen Schädelbasis der Amnioten geht ursprünglich aus einem Multiplum hypochordaler Spangen hervor") bestritten werden sollte, so wäre doch durchaus unbestreitbar, dass, abgesehen von den Formen mit ringförmigem Condylus, die Articulationsstelle an der Schädelbasis durchaus hypochordal liegt, und dass ihr die hypochordale Atlasspange gegenübersteht, so dass hier jeden-

falls von einem „Körpergelenk“ keine Rede sein kann. Bei der oben formulirten Auffassung des Atlanto-occipitalgelenkes würde auch die Thatsache seiner ursprünglichen Einheitlichkeit verständlich sein. Die Vorstellung von einem secundären Weitergreifen der Gelenkbildung auf die anschliessenden seitlichen Bogentheile, wie sie speciell für die Säuger anzunehmen ist, stösst natürlich auf keine Schwierigkeiten.

Für die Frage nach der Stellung des Säuger- und überhaupt des Amniotenschädels zu dem Amphibienschädel ergeben sich aus dem Gesagten einige wichtige Folgerungen. Der Amphibienschädel ist nicht nur dicondyl, sondern auch diarticulär; er articulirt lediglich mit einem, zwar formal besonders angepassten, aber doch vollständigen Wirbel, der einen ganz anderen Werth hat als der Atlas der Amnioten und die gleiche Bezeichnung nur als Signatur gleicher functioneller Verwendung trägt. Das sind beachtenswerthe Thatsachen. Für die Säuger hat sich, man darf wohl sagen: mit Sicherheit, ergeben, dass der diartikuläre Zustand ein secundärer ist, hervorgegangen aus dem monarticulären, und dass ebenso die beiden Condylen aus einem basal gelagerten durch Zerlegung entstanden sind — wie ist es nun bei den Amphibien? Zeugnisse, die auf einen ähnlichen Entwickelungsgang deuteten, liegen bisher nicht vor; im Gegentheil, es scheint vielmehr, dass hier thatsächlich das doppelte Gelenk einen ursprünglichen Zustand repräsentirt. Ist doch gerade den Atlanto-occipitalgelenken der Amphibien der morphologische Charakter ursprünglicher „Bogengelenke“ zugesprochen worden (Peter, 1894, 1895, 1898), womit auch ihre Paarigkeit als ein ursprünglicher Zustand charakterisirt wäre. Jedenfalls zeigen auch diese Ueberlegungen wieder, dass die Dicondylie des Säuger- und des Amphibienschädels noch durchaus nicht nothwendig als Ausdruck engerer Verwandtschaft der beiden Klassen gelten darf. Es spricht vielmehr alles dafür, dass es sich hier um Convergenzerscheinungen handelt, deren Ausbildung unter der Einwirkung ganz verschiedener Factoren und auf ganz verschiedenen Wegen erfolgte. Und zu der gleichen Anschauung haben ja bekanntlich auch die Erwägungen auf Grund der Metamerie der Occipitalregion geführt: der erste Wirbel der Amphibien ist wahrscheinlich gar nicht homolog dem ersten Wirbel der Amnioten (ganz abgesehen von der Zerlegung des letzteren in zwei Abschnitte), sondern ist bei den Amnioten in den Aufbau des Schädels einbezogen, so dass die cranio-vertebrale Verbindung bei Amphibien gar nicht an gleicher Stelle liegt, also überhaupt nicht dieselbe Bildung darstellt wie die der Amnioten. Dies ist schon von Fürbringer wiederholt (1897, 1900, 1904) scharf betont worden, dessen Standpunkt, dass die Dicondylie der Amphibien für sich stehe und nicht mit der der Säuger verglichen werden dürfe, ich somit vollkommen theile.

Endlich mag aber noch besonders darauf aufmerksam gemacht sein, wie gross die Kluft ist, die den Kopfgelenkapparat der Sauropsiden in seiner Gesammtheit von dem der recenten Amphibien trennt. Eine Ableitung des einen aus dem anderen erscheint unmöglich, und das spricht auch wieder dafür, dass wir in beiden Apparaten Bildungen vor uns haben, die morphologisch gar nicht identisch sind, somit auch gar nicht mit einander verglichen werden dürfen.

3. Die Communication des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes.

Schon von dem Augenblick an, wo die Gelenkspalten ausgebildet sind, stehen die Höhlen des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes längs des ventralen Umfanges des Dens epistrophei unter einander in Verbindung; ein Septum interarticulare, das mit seinem Margo affixus an dem ventralen Atlasbogen und den Massae laterales atlantis festhaftet und seinen scharfen Margo liber dorsalwärts gegen den Dens kehrt, trennt beide Gelenke nur unvollkommen von einander. Diesen Zustand zeigt auch noch die erwachsene *Echidna*.

Nach Feststellung dieses Befundes drängte sich naturgemäss zunächst die Vorstellung auf, dass es sich hier um einen secundären Zusammenfluss beider Gelenke handle. Immerhin hielt ich es für nöthig, das Verhalten der beiden Gelenke bei Sauropsiden festzustellen, und da ergab sich denn die auf den ersten Blick überraschende Thatsache, dass auch hier die Communication beider Gelenkhöhlen allgemeine Regel ist. Festgestellt habe ich sie für einige Saurier (*Agama*, *Lacerta*, *Varanus*, *Platydactylus*), Schildkröten (*Testudo*, *Emys*, *Chelone*), Schlangen (*Tropidonotus*, *Dipsadomorphus*), Crocodile (*Crocodilus niloticus*, *Alligator mississipiensis*), Vögel (*Anser*, *Columba*, *Gallus*, *Falco*).

Schneidet man bei einer der genannten Formen, nachdem man den vordersten Theil der Wirbelsäule von Muskeln befreit hat, von der Dorsalseite her die Membrana atlanto-occipitalis posterior durch, entfernt dann das Rückenmark und exarticulirt nun vorsichtig den Schädel, so kann man durch Betrachtung der für den Occipitalcondylus bestimmt gewesenen Pfanne sich leicht davon überzeugen, dass auch eine Communication beider Gelenkhöhlen (der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen) bestanden haben muss. Man sieht nämlich, dass diese Pfanne nicht allein vom Atlas selbst gebildet wird, sondern durch ein Septum interarticulare eine Ergänzung erfährt, das in dem ventralen Theil des Atlasringes (der ventral vom ventralen Atlasbogen, lateral von den Massae laterales und dorsal vom Lig. transversum begrenzt wird) ausgespannt ist. Die Form dieses Septums, das, mit der Lupe betrachtet, manchmal knorpelähnlich aussieht, ist verschieden und richtet sich nach der Form des Condylus occipitalis. Bei *Lacerta*, *Agama*, *Varanus*, also wohl überhaupt bei den Sauriern, kann man es als sichelförmig bezeichnen (Septum semilunare); es haftet an beiden Massae laterales und dem ventralen Atlasbogen und reicht mit seinen Seitenschenkeln bis zu dem Lig. transversum empor, ohne eigentlich in dieses überzugehen. So bildet es ein richtiges Labrum glenoidale, das mit seiner cranialen Fläche die Fovea articularis anterior (für den Condylus), mit seiner caudalen Fläche die Fovea articularis posterior (für den Epistropheus) ergänzt. Der scharfe Innenrand des Septums ist gegen den Dens epistrophei gekehrt, der über ihm aus der hinteren Gelenkhöhle in die vordere hineinragt; zwischen dem freien Septumrand und dem Dens communiciren beide Gelenkhöhlen mit einander. Der Dens selbst lagert sich in der vorderen Gelenkhöhle der Dorsalfläche des ringförmigen Condylus auf, mit der er articulirt, durch Bindegewebszüge auf der Dorsalfläche der Schädelbasis befestigt. Der Condylus wird so von einer zusammengesetzten Pfanne völlig umfasst, an deren Aufbau sich Atlas, Septum interarticulare und Dens epistrophei betheiligen. Bei *Platydactylus mauretanicus*, wo die dorsale Impression des Condylus sehr tief ist, ist das Septum sehr stark reducirt und fehlt fast ganz; nur ein ganz unbedeutender Streifen ergänzt die beiden Gelenkflächen des Atlas, der somit im Wesentlichen allein die Pfannen für den Condylus wie für den Epistropheus bildet. Die Communication beider Gelenkhöhlen besteht aber auch hier.

Bei den Schildkröten (*Chelone*, *Testudo*, *Emys*) ist das Septum ringförmig (Septum anulare), entsprechend der Form des Condylus occipitalis, sein dorsaler Abschnitt findet Befestigung an dem mittleren Theil des Lig. transversum, mit dem das Septum eine Einheit bildet. Der Dens tritt hier durch eine grosse runde Oeffnung des Septums hindurch und dringt in die centrale Grube des ringförmigen Condylus ein, wo er durch ein Band befestigt wird, so die für denselben bestimmte Pfanne in interessanter Weise vervollständigend. (Auch der Epistropheus besitzt eine der Form des Septums entsprechende Form, indem sein Zahn nicht der dorsalen Hälfte, sondern der Mitte seiner cranialen Gelenkfläche aufgesetzt ist.)

Unter den Schlangen fand ich die Verhältnisse bei *Dipsadomorphus dendrophilus* und *Tropidonotus natrix* ähnlich wie bei den Sauriern; bei der letztgenannten Form war ein eigentliches Septum interarticulare überhaupt nicht vorhanden, der Dens erstreckte sich über den ventralen Atlasbogen hinweg auf die Schädelbasis, und auf gleichem Wege erfolgte auch die Vereinigung beider Gelenkhöhlen.

Eine Schlangenform mit so ausgesprochen ringförmigem Condylus, wie etwa *Python*, habe ich nicht untersucht.

Das Septum der Crocodile (der eine von mir untersuchte, zwischen dem zweiten und dritten Wirbel abgeschnittene Kopf entstammte offenbar einem jungen Exemplar von *Crocodilus niloticus*, der andere einem ebenfalls jungen *Alligator miss.*) ist ein Septum anulare, doch ragt hier der Dens nicht durch die Oeffnung hindurch, sondern legt sich mit seiner Spitze von hinten her so vor dieselbe, dass er sie schliesst und damit die Gelenkfläche für den kugelförmigen Condylus ergänzt. Nur ein dünnes Band zieht, soweit ich habe feststellen können, von der Spitze des Dens innerhalb der Gelenkhöhle zur Dorsalfläche des Condylus. (Ganz klar bin ich hierüber nicht geworden.) In der Hauptsache ist die Verbindung zwischen Schädel und Epistropheus als gelöst zu betrachten.

Aehnlich wie bei den Crocodilen liegen auch die Verhältnisse bei den Vögeln (untersucht wurden dieselben bei *Anser*, *Gallus*, *Columba*, *Falco*). Es besteht ein Septum anulare, dessen Oeffnung (die bei der Gans einen schmalen verticalen Schlitz darstellt) von dem Dens epistrophei verschlossen wird. Letzterer ergänzt so die Pfanne für den Condylus und wird durch ein dünnes Bändchen noch mit dem Dorsalumfang des Condylus verbunden. In einem Falle glaube ich (bei *Anser*) das Septum mit der Spitze des Epistropheus verwachsen und somit geschlossen gesehen zu haben; leider wurde dann das Präparat zerstört, so dass ich die Thatsache jetzt nicht mehr controliren kann. Sonst war das Septum regelmässig durchbohrt. Eine andere Thatsache, die ich auch nicht weiter verfolgt habe, ist die, dass bei den Vögeln (ich habe es speciell für die Gans festgestellt) das Atlanto-epistrophicalgelenk nicht ganz einheitlich, sondern in zwei hinter einander gelegene Theile, das „Gesimsgelenk“ und das „Zahngelenk“, getheilt ist, und zwar durch einen queren Bandzug, der vom ventralen Atlasbogen aufwärts zur Wurzel des Dens geht und da inserirt, wo die craniale Epistropheusfläche mit der Unterfläche des Dens zusammenstösst. Das Densgelenk communicirt durch das Foramen septi mit dem Atlanto-occipitalgelenk. Ob die Theilung eine vollständige ist, vermag ich nicht zu sagen, ebensowenig, ob sie überall vorkommt.

Bei der häufigen Untersuchung, deren sich die Wirbelsäule und speciell die beiden ersten Wirbel zu erfreuen gehabt haben, wäre es wunderbar, wenn ein so in die Augen fallendes Verhalten, wie es das Septum interarticulare und die Ueberschreitung desselben durch den Dens epistrophei darstellen, nicht schon beobachtet wäre. Thatsächlich ist es denn auch schon sehr lange bekannt, und es muss demgegenüber nur Wunder nehmen, dass die damit zusammenhängende Communication der beiden Kopfgelenke mit den sich anschliessenden Folgerungen noch nicht genauer beachtet worden ist. Was die Literatur anlangt, so findet das Septum interarticulare mit seiner Durchbohrung schon 1846 bei Stannius für die Vögel Erwähnung, und 1848 wurde es von H. Rathke bei einer grösseren Anzahl von Schildkröten, sowie bei Sauriern, Crocodilen, Schlangen und Vögeln beschrieben. Bei den Schildkröten schildert es Rathke als eine Knorpelplatte, von den Vögeln erwähnt er, dass es im Alter sogar verknöchern könne. Auch über das durch die Oeffnung hindurchtretende Lig. apicis dentis macht Rathke einige Angaben. Eine genaue Beachtung erfuhr das Septum dann bei den Vögeln durch G. Jaeger (1858), der auch die Thatsache, dass bei den Vögeln eine Communication des Atlanto-occipitalgelenkes mit der Gelenkhöhle zwischen Atlas und Dens besteht, klar ausgesprochen hat und auch erwähnt, dass die letztere Gelenkhöhle von der zwischen dem Mittelstück des Atlas und der cranialen Gelenkfläche des Epistropheus geschieden sei. (Nach Jaeger hat schon Barkow das Gleiche festgestellt.) Von weiteren Autoren, die das Verhalten des Septums und des Dens epistrophei mehr oder minder deutlich erkannt haben und schildern, greife ich nur noch heraus: Strecker (1887, für *Chelonia caretta* und, in sehr wunderlicher Darstellung, für *Psammosaurus* und *Monitor*), Gegenbaur (1898, für alle Sauropsiden: „Zur Aufnahme des occipitalen Gelenkkopfes bildet in allen Fällen der Processus odontoides den Grund einer Pfanne, welche durch Concavitäten der Bogenstücke des Atlas ergänzt wird“), Selenka (Gadow und Selenka, 1891, p. 45, Vögel), Gadow (1896, Abbildungen von *Lacerta vivipara* und einem Vogel). Schauinsland (1905, *Sphenodon*).

Auch bezüglich der morphologischen Natur dieses Septums ist bereits eine Anschauung geäussert worden: Jaeger (1858) hat es für serial-homolog einer Zwischenwirbelscheibe oder einem Meniscus

erklärt, und GADOW (1896) und SCHAUINSLAND (1905) haben sich dieser Anschauung angeschlossen, die ja, wenn man die occipitale Schädelbasis einem Wirbelkörper vergleicht, auch ganz berechtigt ist. Es wurde aber oben (p. 512) gezeigt, dass auch eine andere Auffassung möglich ist, nämlich die, dass die Wirbelkörpersäule im Dens epistrophei resp. dem Lig. apicis ausläuft, und dass die occipitale Schädelbasis der Amnioten in ihrem hinteren Abschnitt ursprünglich nur die Bedeutung hypochordaler Spangen besitzt. Bei dieser Auffassung wäre auch das Septum interarticulare anders zu beurtheilen. Das „Wie?“ ergiebt sich aus der Topographie des Septums. Dasselbe liegt ja zwischen der hypochordalen Spange des zweiten Wirbels und der ebenfalls hypochordalen Schädelbasis, so dass es gewissermaassen die hypochordale Spange des ersten Wirbels bis gegen die Wirbelkörper hin ergänzt (in der Fig. 309 von SCHAUINSLAND [1905] sehr schön erkennbar). Will man sich somit eine Vorstellung über die Bedeutung des Septums machen, so scheint es mir am nächsten zu liegen, darin eine Bildung zu sehen, in der der ursprüngliche Zusammenhang zwischen der hypochordalen Spange des ersten Wirbels mit der Körpersäule (resp. einem Zwischenwirbelkörper) noch zum Ausdruck kommt. Auch hierfür möchte ich auf SCHAUINSLAND's Figur von *Sphenodon* (1905, p. 536) verweisen. Wir dürfen doch wohl annehmen, dass auch die hypochordale Spange des ersten Wirbels wie die des zweiten ursprünglich in enger Nachbarschaft der Körpersäule lag und von dieser erst secundär ventral- und lateralwärts abrückte. Legt man dabei das Verhalten von *Sphenodon* zu Grunde, so wird man noch specieller schliessen dürfen, dass die hypochordale Spange des ersten Wirbels einmal mit der Zwischenwirbelscheibe zwischen dem ersten spinalen und dem hintersten occipitalen Wirbelkörper, also mit der von SCHAUINSLAND erwähnten und abgebildeten intradentalen Zwischenwirbelscheibe zusammenhing. Bei dem „Abrücken“ von der Körpersäule mag es sich theils um eine wirkliche Verdrängung der Spange, theils nur um eine scheinbare, bedingt durch die nach vorn zunehmende Verjüngung der Körpersäule, handeln; für beide Vorgänge aber kann ein und dieselbe Ursache verantwortlich gemacht werden: die starke Entwickelung der hypochordalen Schädelbasis. Von diesem Gesichtspunkt aus lässt sich das Septum auffassen entweder als ein bindegewebig umgewandelter Abschnitt der hypochordalen Spange des ersten Wirbels selbst, oder als aus dem ursprünglichen Verbindungsgewebe zwischen ihr und der Körpersäule (resp. einer intradentalen Zwischenwirbelscheibe) hervorgegangen. Somit wäre zuzugeben, dass das Septum einmal mit einem Meniscus intervertebralis zusammenhing, doch könnte es nicht direct einem solchen verglichen werden. Die äusserliche Aehnlichkeit mit einem solchen, die JAEGER für die Vögel hervorhebt, wäre nur eine scheinbare, bedingt durch die starke Reduction des vordersten Endes der Wirbelkörpersäule. Nach dieser Ansicht ist also das Septum interarticulare eine besondere eigenartige Bildung, die auch von dem Ligamentum transversum wohl zu unterscheiden ist, wenn sie auch mit diesem zusammenhängt und mit ihm sogar geradezu zusammenfliessen kann. Ich betrachte das Septum semilunare ebenso für die ursprüngliche Form des Septums, wie ich den Condylus reniformis für die ursprüngliche Condylusform der Amnioten halte, und dementsprechend das Septum anulare als eine besondere Anpassung an den kugeligen und ringförmigen Condylus. Die vorhin genannten Autoren gehen gerade von dem Septum anulare bei ihrer Betrachtung aus, und das mag wohl den Vergleich mit einem Meniscus nahe gelegt haben. Wenn somit in der Literatur das Septum manchmal geradezu als Lig. transversum bezeichnet wird, so ist das als unberechtigt zurückzuweisen.

Die oben gegebene Darstellung bietet natürlich nur ein ganz skizzenhaftes Bild von dem Verhalten der Gelenke, da es mir hauptsächlich darauf ankam, die Thatsache der weiten Verbreitung der Communication des Atlanto-epistrophical- und des Atlanto-occipitalgelenkes festzustellen, die ja wohl zweifellos darauf hinweist, dass wir es hier mit einem ursprünglichen Verhalten zu thun haben. Es wird eine dankbare Aufgabe sein, diese Skizze zu vervollständigen und dem Verhalten der beiden Kopfgelenke bei den Amnioten im Einzelnen nachzugehen. Dabei wird eine ganze Anzahl von Fragen zu berücksichtigen sein. Schon die wenigen mitgetheilten Thatsachen deuten ja auf das Bestehen verschiedener Entwickelungsreihen hin. Um in dieser Hinsicht nur noch Eins anzuführen, so wurde oben auseinandergesetzt, dass wahrscheinlich die Winkelstellung des Schädels gegen die Wirbelsäule das Moment ist, das die Zerlegung des nierenförmigen Reptiliencondylus in die zwei typischen Säugercondylen zur Folge hatte. Das Verhalten bei den Vögeln ergänzt diese Vorstellung. Denn auch hier kommt es ja zu einer ähnlichen Winkelstellung, aber die Anpassung der Kopfgelenke an dieselbe vollzieht sich in anderer Weise: die frühere breite und innige Verbindung zwischen Epistropheus und Schädel wird fast völlig gelöst, und der Condylus weicht nicht in zwei auseinander, sondern im Gegentheil, er zeigt eine Neigung zur Concentration, d. h. zum Kleiner- und Kugeligwerden und zur Verlagerung an die Schädelbasis ventral vom Foramen magnum, beides Momente, durch die er ebenfalls dem Rückenmark aus dem Wege geschafft wird. In interessanter Weise zeigt sich hier der Einfluss der Schwere des Säugerkopfes, die einerseits eine Verbreiterung der Articulationsfläche durch Seitwärtsausdehnung derselben, andererseits das Fortbestehen der festen Verbindung zwischen Dens epistrophei und Schädelbasis wenigstens vermittelst eines Bandapparates (Ligg.

alaria, Lig. apicis dentis) wünschenswerth machte, im Gegensatz zu der Leichtigkeit des Vogelkopfes, die die weit gehende Verkleinerung der Articulationsfläche ermöglicht. Weiterhin bildet das Verhalten des Dens epistrophei zur Schädelbasis einen Punkt, auf den bei einer ausgedehnteren vergleichenden Behandlung der Kopfgelenke besonders zu achten wäre. Schon jetzt lassen sich in dieser Hinsicht mehrere Hauptzustände unterscheiden, als deren Ausgang der der Articulation des Dens epistrophei auf der Dorsalfläche der Schädelbasis, wie er sich bei Rhynchocephalen und Sauriern findet, angesehen werden kann. Hiervon kann einerseits das Verhalten bei Crocodilen und Vögeln abgeleitet werden, wo der Dens sich so stark zurückgezogen hat, dass er nur noch mit seiner Spitze die Pfanne für den Condylus ergänzt und im Uebrigen lediglich durch ein dünnes Spitzenbändchen mit der Schädelbasis zusammenhängt, sowie andererseits der bei den Säugern anzutreffende Zustand, wo eine Articulation zwischen Dens und Schädel normaler Weise nicht mehr besteht, wohl aber eine Verbindung beider durch Bänder (Ligg. alaria, Lig. apicis dentis) hergestellt wird.

In der Thatsache, dass die Ligg. alaria auf die Dorsalfläche der Schädelbasis ausstrahlen, prägt sich noch das frühere Verhalten des Dens zu der letzteren aus: sie zeigt, dass wir berechtigt sind, bei der Beurtheilung der Säugerzustände von solchen auszugehen, wie sie die Saurier zeigen. Für die Crocodile und Vögel aber ergiebt sich aus dem Verhalten des Dens, dass, wie das schon p. 522 gesagt wurde, ihr kugelförmiger Condylus nicht einen ursprünglichen, sondern einen abgeänderten Zustand darstellt. — Ganz einseitig abgeändert erscheint endlich das Verhalten des Dens bei den Formen mit ringförmigem Condylus, also besonders den Schildkröten: seine zapfenartige Articulation in der Grube des Condylus. Doch besteht auch für dieses die Möglichkeit einer Ableitung von dem Saurierzustand, aus dem es als durch secundäre Ueberwachsung des Dens von Seiten der Schädelbasis entstanden gedacht werden kann. Jedenfalls stellt es aber einen einseitig entwickelten Zustand dar.

Von sonstigen Fragen, die sich ergeben, wäre wohl die wichtigste die, die schon oben (p. 512) erwähnt wurde: ob der Dens epistrophei als eine überall ganz gleichwerthige Bildung aufzufassen ist, ober ob nicht vielleicht seine verschiedene Ausdehnung in cranialer Richtung so verstanden werden muss, dass in den einen Fällen nur vertebrales, in den anderen auch craniales Material zu seiner Herstellung verwendet wird. Wobei aber im Auge zu behalten wäre, dass das „craniale“ Material doch wohl ursprünglich auch vertebral war.

Dass gewisse beim Menschen zu beobachtende Varietäten, so die Articulation des ventralen Atlasbogens am Hinterhaupt und die Articulation des Dens epistrophei am Hinterhaupt, in diesem Zusammenhang besprochen werden sollten, ist selbstverständlich, doch möchte ich darauf nicht mehr eingehen. Die in Betracht kommenden Gesichtspunkte ergeben sich aus dem in dieser Abhandlung Auseinandergesetzten, so auch die Erkenntniss, dass man nicht nöthig hat, zu der Deutung jener Abnormitäten auf Schildkrötenzustände zurückzugreifen, wie das geschehen ist.

Aus den oben mitgetheilten Thatsachen ergiebt sich wohl mit Sicherheit, dass der Zusammenhang der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen Gelenkhöhle ein ursprüngliches Amniotenverhalten darstellt. Dies Ergebniss erscheint auf den ersten Blick fremdartig, verliert aber diesen Charakter, wenn man es in Zusammenhang betrachtet mit dem, was über die muthmaassliche Bedeutung des Dens epistrophei bei den Amnioten und über die Natur des Atlanto-occipitalgelenkes bei denselben gesagt wurde. Danach würden wir ja in dem Dens epistrophei ursprünglich nicht nur den Körper des ersten Wirbels, sondern auch noch einen occipitalen Wirbelkörper (vielleicht sogar deren mehrere) zu sehen haben, und die Hauptgelenkspalte der grossen einheitlichen Articulatio capitis wäre die zwischen jener Körpersäule und den zugehörigen hypochordalen Spangen (nämlich der hypochordalen Spange des ersten Wirbels und der hypochordalen Schädelbasis). An diesen Haupttheil der Gelenkhöhle schliessen sich aber zwei Nebenspalten an, die zwischen die hypochordalen Theile eindringen, nämlich zwischen die hypochordalen Spangen des ersten und zweiten Wirbels einerseits und zwischen die erste hypochordale Spange und die Schädelbasis andererseits (Schema, Textfig. 20). Die Verhältnisse bei

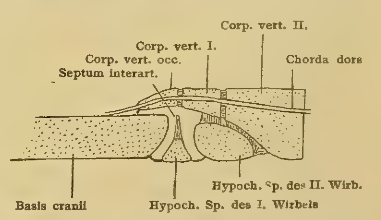


Fig. 20. Hypothetischer Ausgangszustand der einheitlichen Articulatio capitis der Amnioten, Schema.

Rhynchocephalen und Sauriern scheinen mir eine solche Auffassung genügend zu stützen, so dass es wohl berechtigt ist, sie zur Discussion zu stellen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu *Echidna* zurück, so bleibt noch übrig, besonders hervorzuheben, dass der Kopfgelenkapparat, wie er sich bei dieser findet, sich am leichtesten an den der Saurier anschliessen lässt. Wie hier, so ist auch bei *Echidna* das Septum interarticulare ein Septum semilunare, und der Dens epistrophei tritt über seinen dorsalen Rand hinweg, nimmt somit nur mit seiner Ventralfläche an der Begrenzung der Gelenkhöhle theil, während von der Dorsalfläche aus die Bänder (Ligg. alaria) zur Dorsalfläche der Schädelbasis ziehen. Alles das findet sich principiell auch bei den Sauriern mit ihrem nierenförmigen Condylus und weist somit auch auf Formen mit einem solchen als auf die Vorfahren der Säuger hin. Dagegen müssen Formen mit einem ringförmigen oder kugeligen Condylus in dieser Hinsicht ausscheiden. So bestätigt das Verhalten des gesammten Kopfgelenkapparates die Vorstellung, die oben bezüglich der Ableitung der Säugercondylen geäussert wurden.

Ergebnisse.

1) Der knorpelige Atlas entsteht bei *Echidna* wie bei den anderen Säugern aus der Verschmelzung der beiden aufsteigenden Theile des ersten primitiven Wirbelbogens mit der hypochordalen Spange, welch' letztere von zwei Centren aus verknorpelt. Auf bindegewebigem Stadium lässt sich die Anlage eines Rippenrudimentes feststellen, dasselbe geht aber später völlig zu Grunde.

2) Der knorpelige Epistropheus entsteht aus der Verschmelzung des ursprünglichen zweiten Wirbels mit dem Körper des ersten. Letzterer bildet aber nicht etwa nur den Zahnfortsatz, sondern die ganze craniale Hälfte des definitiven Epistropheuskörpers. Die für die Articulation mit dem Atlas bestimmte Gelenkfläche liegt ganz auf diesem vom ersten Wirbelkörper stammenden Abschnitt des Epistropheuskörpers. Die Dinge liegen also genau so, wie es Froriep für das Rind beschrieben hat. Die Ausbildung caudaler Processus articulares am Bogen des Epistropheus unterbleibt.

3) Die Entstehung des Dens epistrophei bei Rhynchocephalen und Sauriern sowie die Art seiner Verbindung mit dem Schädel weisen darauf hin, dass hier nicht nur die Anlage des ersten Wirbelkörpers, sondern auch Material, das vor derselben liegt, wahrscheinlich sogar solches, das schon zur Anlage der Schädelbasis gehört, zum Aufbau des Dens verwendet wird. Auch die Befunde bei der Ratte (nach Weiss) sowie bei *Echidna* legen die gleiche Auffassung nahe. Es lässt sich so die Vorstellung begründen, dass der Dens epistrophei der Amnioten nicht überall ganz gleichwerthig ist, dass seine Ausdehnung bis auf die Schädelbasis den ursprünglichen Zustand repräsentirt, und von diesem aus sowohl bei vielen Sauropsiden wie bei Säugern eine Reduction stattgefunden hat. Es lässt sich sogar die Anschauung vertreten, dass der Dens der Amnioten nebst dem aus der Reduction seines vordersten Endes hervorgehenden Lig. apicis das vorderste verjüngte Ende der Wirbelkörpersäule repräsentirt, in dessen Zusammensetzung früher noch eine grössere Zahl von Wirbelkörpern einging, auch von Körpern solcher Wirbel, deren sonstige Theile (Bogen und hypochordale Spangen) zu dem Aufbau der Occipitalregion des Schädels verwendet wurden. Die Befunde bei *Sphenodon*, Sauriern und bei der Ratte erlauben für diese Formen wenigstens die Annahme noch eines occipitalen Wirbelkörpers ausser dem ersten spinalen als Baucomponente des Dens. Mit der Schlussfolgerung, dass sich der Amniotendens früher weiter nach vorn auf die Schädelbasis erstreckte, ist auch die Möglichkeit gegeben, ihn an den sogenannten Dens des ersten Amphibienwirbels anzuschliessen, d. h. als eine Bildung zu betrachten, die im Anschluss an den Amphibiendens entstand.

4) Die Articulatio atlanto-epistrophica bildet sich, wie bei den anderen Säugern, lediglich zwischen Theilen des ersten Wirbels, ist also eine intravertebrale Verbindung. Im Gegensatz aber zu dem bisher als Säugernorm angenommenen Verhalten entsteht von vornherein eine einheitliche atlanto-epistrophicale Gelenkspalte. Die Flächen, zwischen denen sie zu Stande kommt, sind: am Epistropheus die craniale Fläche des Körpers, die hufeisenförmig die Wuzel des Dens umzieht und durchaus auf den vorderen, vom ersten Wirbelkörper stammenden Abschnitt des Epistropheuskörpers beschränkt bleibt, am Atlas eine entsprechend hufeisenförmig gestaltete Fläche, deren mittlerer Theil auf der hypochordalen Spange liegt, während die Seitenschenkel auf die früheren Bogenwurzeln (die Massae laterales) emporsteigen.

Der einheitliche Charakter der Articulatio atlanto-epistrophica bleibt zeitlebens erhalten und ist als ein primitives, reptiloides Merkmal der Monotremen aufzufassen. Doch scheint es auch bei anderen Säugergruppen vorzukommen (s. p. 515). Die typischen drei atlanto-epistrophicalen Verbindungen der Säuger sind somit nicht nur zu einer functionellen Einheit combinirt, sondern auch thatsächlich aus einer einstmaligen anatomischen Einheit hervorgegangen, aus einem ursprünglich einheitlichen Gelenk durch Zerlegung desselben entstanden.

5) Auch die Articulatio atlanto-occipitalis von *Echidna* entsteht als ein einheitliches Gelenk und behält diesen Charakter ebenfalls Zeitlebens bei. Sie bildet sich zwischen den beiden Occipitalpfeilern und der lediglich hypochordalen occipitalen Schädelbasis einerseits und den Bogen des ersten Wirbels nebst der sie verbindenden hypochordalen Spange andererseits. Die einheitliche Gelenkspalte geht hufeisenförmig von einer Seite auf die andere über. Auch hierin darf ein primitives reptiloides Merkmal gesehen werden. Es weist darauf hin, dass der typische diarticuläre Typus der Säuger sich aus dem monarticulären gebildet hat. Auch die Einheitlichkeit des atlanto-occipitalen Gelenkes kommt offenbar noch anderen, auch placentalen, Säugern zu (s. p. 517).

Somit bietet auch das vordere Kopfgelenk der Säuger, ebenso wie das hintere, ein gutes Beispiel für die Entstehung mehrerer functionell combinirter Gelenke aus einer früheren anatomischen Einheit, im Gegensatz zu manchen anderen combinirten Gelenken, z. B. den Kiefergelenken, die von jeher räumlich getrennt waren und lediglich durch die gleiche Inanspruchnahme zu einem einheitlich functionirenden Apparat ausgebildet wurden.

6) Die Dicondylie des Säugerschädels ist eine secundäre, aus der Monocondylie des Sauropsidenschädels hervorgegangen. Als die Form des Sauropsidencondylus, die am leichtesten eine Ableitung der beiden Säugercondylen gestattet, erwies sich der Condylus reniformis, wie er bei Rhynchocephalen, Sauriern und vielen Vögeln vorkommt. Die Zerlegung desselben in zwei Condylen vom Säugertypus konnte als durch zwei Vorgänge bewirkt verstanden werden: 1) die Ausdehnung der Condylusbildung längs des Lateralumfanges des Foramen occipitale magnum, die eine grössere Sicherheit der cranio-vertebralen Verbindung — vielleicht in Zusammenhang mit der Verbreiterung des Schädels infolge des Gehirnwachsthums — allerdings auf Kosten der Beweglichkeit, zur Folge haben musste; 2) das Auftreten einer medianen Incisura intercondyloidea, für das die Ausbildung der Winkelstellung zwischen Wirbelsäule und Schädel als letzte Grundursache, der Dens epistrophei und das Rückenmark aber als direct wirksame Momente mit grosser Wahrscheinlichkeit anzuführen sind (p. 521). Die Verhältnisse bei *Echidna* können als vermittelnd zwischen dem monocondylen Sauropsiden- und dem typischen dicondylen Säugerzustand aufgefasst werden: es besteht hier ein Condylus bifidus, dessen Zerlegung in zwei der Regel nach noch nicht vollendet ist.

7) Auch vom Standpunkt der Knochenanordnung aus erweist sich der nierenförmige Condylus mit Nebeneinanderlagerung („linearer“ Anordnung) der basioccipitalen und der beiden pleurooccipitalen Componenten als die geeignetste Form für die Ableitung der Säugercondylen, während dagegen

ringförmige Condylen mit „trigonaler“ Anordnung der Componenten in dieser Hinsicht viel weniger geeignet wären.

8) Die moderne Behandlungsweise des in der Mono- und Dicondylie gegebenen Problemes krankt an der Nichtberücksichtigung der Thatsache, dass die Grenzen der Condylen unahhängig sind von den Grenzen der Knochenterritorien, und dass die Condylusbildung ein Vorgang ist, der für sich, als rein formales Problem, verstanden werden muss. Die Charakterisirung der Säugercondylen als „exoccipitals“ ist falsch und irreführend, denn wenn auch der Hauptantheil des Condylus auf dem Gebiet des Exoccipitale (Pleurooccipitale) liegt, so nimmt doch auch vielfach das Basioccipitale daran theil, und diese Antheilnahme zeigt eben, dass die Ausdehnung der Knochenterritorien von anderen Factoren beherrscht wird als die Condylusbildung. Demnach ist es unrichtig, die Säugercondylen kurzerhand mit den pleurooccipitalen Antheilen des dreitheiligen Sauropsidencondylus zu identificiren. Dass ein Condylus bifidus, wie ihn die Gomphodonten und Cynodonten besassen, in die Stammreihe der Säugercondylen hineingehört, erscheint im höchsten Grade zweifelhaft, ja, wenn die Darstellung richtig ist, dass seine beiden Hälften lediglich den Pleurooccipitalia angehören, die dorsal von dem Basioccipitale vereinigt sind, sogar direct ausgeschlossen.

9) Auch innerhalb der Sauropsiden ist wahrscheinlich der nierenförmige Condylus die ursprünglichste Form, von der aus der kugelförmige (C. globiformis) der Crocodile und mancher Vögel, sowie der ringförmige (C. anularis) der Testudinaten sich erst secundär ausgebildet haben.

10) Das Atlanto-occipitalgelenk der Amnioten war ursprünglich und von vornherein ein einheitliches. Morphologisch kann es dem Atlanto-epistrophicalgelenk der Sauropsiden verglichen werden, denn wie dieses kommt es zu Stande zwischen hypochordalen Theilen und anschliessenden Bogenabschnitten. Die Befunde bei Rhynchocephalen, Sauriern, Säugern legen sogar geradezu die Auffassung nahe, dass die occipitale Schädelbasis der Amnioten in ihrem hinteren Abschnitt ursprünglich nur einem Multiplum von hypochordalen Spangen entspricht, aus der Verschmelzung solcher hervorging, und dass die zugehörigen Körpertheile in die Bildung des Dens epistrophei eingingen, resp. degenerirten (s. No. 3). Das Weitergreifen der Gelenkbildung auf die Bogenabschnitte bei den Säugern ist ein secundäres Verhalten (s. No. 6). Mit der geschilderten Auffassung würde auch die Auffassung der Nieren- oder Hufeisenform des Condylus als primitivster Form des Amniotencondylus ihre tiefere Begründung erhalten.

11) Der secundäre Charakter der Dicondylie des Säugerschädels ist ein weiteres Moment, das die Berechtigung eines Vergleiches dieser Dicondylie mit der der Amphibien als sehr zweifelhaft hinstellt. Es ist sehr möglich, dass die letztere ein ursprüngliches Verhalten darstellt. Dieses Bedenken kommt zu dem von Fürbringer wiederholt betonten hinzu, das sich auf die morphologische Ungleichwerthigkeit der cranio-vertebralen Verbindung bei Amphibien und Amnioten, die ungleiche Lage in Bezug auf die Skeletmetameren, gründet (p. 527).

12) Das einheitliche Atlanto-occipitalgelenk communicirt bei *Echidna* zeitlebens mit dem ebenfalls einheitlichen Atlanto-epistrophicalgelenk. An Stelle der bei den Säugern als typisch betrachteten fünf Gelenkhöhlen (zweier atlanto-occipitalen und dreier atlanto-epistrophicalen) besteht bei *Echidna* nur eine grosse Spalte, die nur unvollkommen durch ein Septum interarticulare in zwei Abtheilungen zerlegt wird. Das Septum ist halbmondförmig gestaltet, in der ventralen Hälfte des Atlasringes ausgespannt, ergänzt die Pfannen für den Condylus und für den Epistropheus und lässt über sich den Dens epistrophei aus der atlanto-epistrophicalen in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle hervorragen. Der Dens wird durch kräftige Ligg. alaria mit der Schädelbasis verbunden.

13) Die Communication des Atlanto-epistrophicalgelenkes mit dem Atlanto-occipitalgelenk bei *Echidna* ist, wie die Einheitlichkeit eines jeden der beiden Gelenke, als ein

ursprünglicher reptiloider Zustand aufzufassen. Die gleiche Vereinigung beider Gelenke, und damit der principiell gleiche Bau des Kopfgelenkapparates, wie bei *Echidna*, findet sich bei Rhynchocephalen, Sauriern, Ophidiern, Cheloniern, Crocodilen und Vögeln, also allen Sauropsiden.

14) Bei allen Sauropsiden besteht der Regel nach ein Septum interarticulare, das, in der ventralen Hälfte des Atlasringes ausgespannt, eine unvollkommene Trennung beider Gelenkhöhlen bewirkt. Bei Formen mit nierenförmigem Condylus besitzt es Halbmond- oder Sichelform (S. semilunare), und der Dens tritt über ihm hinweg, bei Formen mit kugeligem oder ringförmigem Condylus fliesst es mit dem Lig. transversum zu einer durchbohrten Scheibe zusammen (S. anulare). Letztere Form ist von der ersteren abzuleiten. In einigen Fällen ist das Septum ganz reducirt. Das Septum deutet im Sinne der sub 3 und 10 ausgesprochenen Hypothese darauf hin, dass auch die ventrale Hälfte des Atlasringes einmal der Körpersäule eng anlag und mit ihr verbunden war. Die Entfernung beider genannten Theile von einander, die in Zusammenhang steht mit der starken Verjüngung des vordersten Endes der Körpersäule, erklärt sich durch die starke Entwickelung der hypochordalen Schädelbasis. Als Ort des ursprünglichen Zusammenhanges der ventralen Hälfte des Atlasringes mit der Körpersäule ist mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Zwischenwirbelscheibe zwischen dem ersten spinalen und dem hintersten occipitalen Wirbelkörper aufzufassen, die innerhalb des ursprünglichen Amniotendens zu suchen, bei *Sphenodon* durch SCHAUINSLAND direct beschrieben worden ist. Die alte Vorstellung, dass das Septum einem Meniscus entspreche, wäre danach nicht ganz zutreffend.

15) Der Dens epistrophei ragt bei Rhynchocephalen und Sauriern über den scharfen Rand des Septums hinweg und legt sich der Dorsalfläche der Schädelbasis (dem nierenförmigen Condylus) auf, bei Schildkröten dringt er durch die Oeffnung des Septums hindurch in die centrale Grube des Condylus, bei Crocodilen und Vögeln verschliesst er nur die Oeffnung des Septums, ergänzt die Pfanne für den Condylus und wird nur durch ein Spitzenband mit der Schädelbasis verbunden. Der zuerst genannte Zustand ist als der ursprüngliche aufzufassen. Die übrigen Zustände, wie auch das Verhalten bei den Säugern, lassen sich von jenem ableiten, hauptsächlich durch die Annahme von Reductionserscheinungen (vergl. No. 3). Das Verhalten bei den Schildkröten ist ein einseitig entwickeltes.

16) Der ganze Kopfgelenkapparat der Amnioten war ursprünglich ein einheitlicher (Articulatio capitis). Im Anschluss an die sub 3 und 10 aufgestellte Hypothese lässt er sich definiren als gebildet zwischen: 1) dem vordersten Ende der Wirbelkörpersäule, das zu einer Einheit verschmolz, und 2) den zugehörigen hypochordalen Theilen, nämlich den hypochordalen Spangen des ersten und zweiten Wirbels und der hypochordalen Schädelbasis. An der Gelenkhöhle sind ursprünglich drei Hauptabschnitte zu unterscheiden: ein longitudinal ausgedehnter, zwischen dem Körpergebiet einerseits und der ersten hypochordalen Spange sowie der Schädelbasis andererseits, und zwei quere Spalten, zwischen den beiden hypochordalen Spangen und zwischen der ersten dieser Spangen und der Schädelbasis.

16) Der Kopfgelenkapparat bei *Echidna* zeigt den ursprünglichen Charakter nur wenig modificirt, in der Form des Septums (S. semilunare) erinnert er an Formen mit nierenförmigem Condylus (Rhynchocephalen, Saurier). Die Einheitlichkeit der atlanto-epistrophicalen und der atlanto-occipitalen Gelenkhöhle besteht auch hier. Somit fand erst innerhalb der Säuger die Zerlegung der einheitlichen Gelenkhöhle in die fünf typischen Theilstücke statt. Man könnte demnach von dem für die Säuger charakteristischen Zustand als von dem pentarticulären Typus sprechen, der aus dem primitiven monarticulären hervorgegangen sei, wobei nur zu beachten wäre, dass es sich functionell nur um die Zerlegung in zwei Gelenke handelt, von denen jedoch das eine aus zwei, das andere aus drei einzelnen, mit einander combinirten Gelenken zusammengesetzt ist. Es wird die Aufgabe ausgedehnterer, ver-

gleichender Untersuchungen sein, die Etappen festzustellen, in denen die Zerlegung der einheitlichen Gelenkhöhle in die fünf Theilstücke erfolgte, jedenfalls darf man aber auch jetzt schon das Verhalten des Kopfgelenkapparates den Instanzen zurechnen, die für die Reptilienabstammung der Säuger sprechen.

Freiburg i. B., 8. Oktober 1906.

Literaturverzeichniss.

Beck, Wilhelm, Ueber den Austritt des N. hypoglossus und N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim Menschen und in der Reihe der Säugethiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. Anatomische Hefte, Bd. VI, Heft 2 (= Heft 18), 1895, p. 249—345, 4 Taf. (Jahreszahl von Bd. VI: 1896.)

Van Bemmelen, J. F., Der Schädelbau der Monotremen. Denkschr. d. Med.-naturwiss. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI (R. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III), p. 727—798 3 Taf. u. 6 Figg. im Text.

v. Ebner, V., Ueber die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. CI, Abth. III, 1892, p. 235—260, 1 Taf.

Ellenberger, W, und Baum, H., Handbuch d. vergleichenden Anatomie der Hausthiere, Berlin 1900.

Fischer, Eugen, Bemerkungen über das Hinterhauptgelenk der Säuger. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901, p. 1—6, 2 Figg. (1901 a).

— Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugethierschädels. Anatomische Hefte, Bd. XVII, Heft 3/4 (= Heft 56/57), 1901, p. 467—548, 6 Taf. u. 2 Figg. im Text (1901 b).

Flower, William Henri, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der dritten, unter Mitwirkung von Dr. Hans Gadow durchgesehenen Originalausgabe, mit 134 Figg. im Text, Leipzig 1888.

Froriep, August, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatomische Abtheilung, Jahrg. 1883; p. 177—234, 2 Taf.

— Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule etc. II. Beobachtung an Säugethierembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatomische Abtheilung, Jahrg. 1886, p. 69—150, 3 Taf.

— und Beck, Wilhelm, Ueber das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion, in der Reihe der Säugethiere. Anat. Anz., Bd. X, 1895, p. 688—696.

Fürbringer, Max, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur am 21. August 1896, Bd. III, 1897, p. 349—788, 8 Taf.

— Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Theil. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIV, 1900, p. 215—718, 5 Taf. u. 141 Figg. im Text.

— Zur Frage der Abstammung der Säugethiere. Theil I. Festschrift zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel, Jena 1904, p. 571—604.

Gadow, Hans, On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXXXVII, for the year 1896, B, p. 1—57, 56 Figg.

— The origin of the Mammalia. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd IV, 1902, p. 345—364, 18 Figg.

— und Selenka, Emil, Vögel. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, Abth. 4, I. Theil, Leipzig 1891.

Gaupp, Ernst, Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständniss des Amniotenschädels. Anatomische Hefte, Bd. XIV, Heft 3 (= Heft 49), 1900, p. 433—595, 6 Taf.

— Ueber allgemeine und specielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelet der Wirbelthiere. Verhandl. d. Anatom. Gesellschaft auf der 20. Versammlung in Rostock, 1906, p. 21—68, 16 Figg.

Gegenbaur, Carl, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.

Giebel, C. G., Säugethiere. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, Abth. 5, begonnen 1874.

Hasse, C., Die Entwickelung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugethiere. Anatomische Studien, herausg. von C. Hasse, Bd. I, 1873, p. 542—568, 1 Taf.

Huxley, T. H., On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of Mammalia. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1880, p. 649—662.

Jaeger, Gustav, Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. XXXIII, Jahrg. 1858 (Wien 1859), p. 527—564, 1 Taf.

Kingsley, J. S., The ossicula auditus. Tufts College Studies, No. 6, 1900, p. 203—274, 2 Taf.

— The origin of the Mammals. Science, N. S. Vol. XIV, No. 345, p. 193—205, 9. August 1901, 5 Figg.

Männer, Hermann, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, 1899, p. 43—68, 4 Taf.

Martin, Paul, Lehrbuch der Anatomie der Hausthiere, Bd. II, Stuttgart 1904.

Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Theil II, Abth. 2, 1825.

— Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica, Lipsiae 1826, fol. c, 8 Taf.

Noordenbos, W., Ueber die Entwickelung des Chondrocraniums der Säugethiere. Petrus Camper, Deel III, Afl. 3 en 4, 1905, p. 367—430, 3 Taf.

Osborn, Henry Fairfield, Origin of the Mammalia. III. Occipital condyles of Reptilian tripartite type. American Naturalist, Vol. XXXIV, 1900, p. 943—947, 3 Figg.

Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. XI, Part 9, 1883 (Jahreszahl von Vol. XI: 1885), p. 263—310, 10 Taf.

Peter, Karl, Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Inaugural-Dissertation, medic. Fac. Freiburg i. B., 1894, 24 pp., 29 Figg. (Berichte d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. IX, 1894, p. 35—58.)

— Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz., Bd. X, 1895, p. 565—574.

— Die Entwickelung und functionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphol. Jahrb., Bd. XXV, Heft 4, 1898, p. 555—628, 3 Taf. u. 1 Fig. im Text.

Rathke, Heinrich, Ueber die Entwickelung der Schildkröten, Braunschweig 1848.

Schauinsland, H., Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der *Hatteria*. Skeletsystem, schallleitender Apparat, Hirnnerven etc. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgessch., Bd. LVI, 1900, p. 747—867, 3 Taf.

— Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Hertwig's Handbuch d. vergl. u. exp. Entwickelungslehre der Wirbelthiere, Bd. III, Abth. 2, 1905, p. 339—572.

Seeley, H. G., Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. II. On *Pareiasaurus bombidens* (Owen) and the significance of its affinities to Amphibians, Reptiles and Mammals. (Read May 12, 1887.) Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXIX, B, for the year 1888, p. 59—109, 10 Taf., London 1889.

— Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 1. On the Therosuchia. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXXV, B, for the year 1894, London 1895, p. 987—1018, 1 Taf.

— Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IV, Section 4. On the Gomphodontia. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXXVI, B, for the year 1895, London 1896, Part I, p. 1—57, 2 Taf. u. 13 Figg. im Text (1895 a).

— Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 5. On the skeleton in new Cynodontia from the Karroo Rocks. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London Vol. CLXXXVI, B, for the year 1895, London 1896, Part I, p. 59—148, 34 Figg. (1895 b).

Semon, Richard, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. V, 1894—1897 (R. Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II), p. 59—74, 4 Taf. u. 10 Figg. im Text. Erschienen 1894.

Siebenrock, Friedrich, Das Skelet der Agamidae. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse, Bd. CIV, Abth. I, 1895, p. 1089—1196, 6 Taf.

Stannius, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Berlin 1846.

Strecker, Carl, Ueber die Condylen des Hinterhauptes. Arch. f. Anat. u. Phys., Anatomische Abth., Jahrg. 1887, p. 301—338.

Weber, Max, Die Säugethiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia, mit 567 Abb., Jena 1904.

Weiss, Armin, Die Entwickelung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIX, Heft 4, 1901, p. 492—532, 2 Taf. u. 2 Figg. im Text.

Ziehen, Th., Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbelthiergehirns. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI (R. Semon, Zoolog. Forschungsreisen etc., Bd. III), Lief. 1, 1897, p. 1—187, 96 Figg. im Text.

Inhaltsverzeichniss.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3146

Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von Echidna aculeata var. typica.

Von

Dr. E. Gaupp,

a. o. Professor in Freiburg i. B.

Mit Tafel LXVIII—LXXV und 59 Figuren im Text.

Einleitung.

In vielen Punkten fremdartig ist der Eindruck, den der erwachsene *Echidna*-Schädel darbietet, und die Schwierigkeit, seine Besonderheiten zu deuten und mit den bekannten Verhältnissen anderer Säuger in Einklang zu bringen, wird erhöht durch das völlige Verstreichen der Knochennähte. Einen wichtigen Fortschritt in unserer Kenntniss des schwierigen Objectes brachte die monographische Bearbeitung des ausgebildeten Monotremenschädels durch VAN BEMMELEN (in diesen Reiseberichten), dem auch einige jugendliche Schädel mit noch erhaltenen Nähten zur Verfügung standen. Doch musste auch VAN BEMMELEN Manches unentschieden lassen und für Manches eine hypothetische Deutung geben. Mit besonderen Erwartungen konnte man somit den Resultaten entgegensehen, die sich aus der Untersuchung der Entwickelungsgeschichte des *Echidna*-Schädels an dem SEMON'schen Material ergeben würden, und diese Erwartungen sind, wie ich glaube, nicht getäuscht worden. Ueber einige der wichtigsten Ergebnisse habe ich bereits in früheren Arbeiten berichtet, so vor Kurzem in ausführlicher Form über die Entwickelung und den Bau der ersten Wirbel und der Kopfgelenke (diese Berichte 1907), und, in kürzerer Form, auch an verschiedenen Orten über Besonderheiten des Schädels (1902, 1905 a und c). Diese kurzen Darstellungen sollen nun hier ihre weitere Ausführung und Ergänzung erfahren; in untergeordneten Punkten wird auch hier und da eine Modification früher geäusserter Anschauungen auf Grund neuer Thatsachen oder Ueberlegungen anzubringen sein.

Bei der Unvollständigkeit des Materiales bleiben auch jetzt noch manche Punkte unbekannt, so namentlich die Vorgänge der Ossification des Primordialcraniums, andererseits ist aber doch Vieles in erfreulicher Weise klar geworden, und der Monotremenschädel ist durch das von SEMON gesammelte Material unserem Verständniss wesentlich näher gerückt. Ja über das ihm speciell zukommende Interesse hinaus haben sich die Untersuchungen als werthvoll erwiesen für unsere Auffassung vom Säugerschädel überhaupt und hier Vieles in einem neuen Lichte gezeigt. Um so mehr ist es mir ein Bedürfniss, für die Ueberlassung des werthvollen Materiales den Herren Geheimrath FÜRBRINGER und Professor SEMON auch hier den herzlichsten Dank auszusprechen.

Das Material an Serien von Embryonen und Beuteljungen von *Echidna*, das ich zur Untersuchung erhielt, gestattet die Gewinnung eines genügenden Einblickes in die Entwickelung und Configuration des Primordialcraniums, sowie in die Entwickelung der Deckknochen; dagegen fehlen die späteren Stadien, in denen sich die Bildung der Ersatzknochen abspielt. Auch das älteste Beuteljungen-Stadium, das mir zur Verfügung stand, zeigt das Primordialcranium noch durchweg in knorpeligem Zustand

erhalten, und nur von ganz wenigen Ersatzknochen, speciell von denen der Occipitalregion, die ersten perichondralen Knochenlamellen. Somit kann ich über die Ossification der Ersatzknochen, über Zahl und Lage der Knochencentra, über die Ausdehnung der einzelnen Territorien, aus eigener Anschauung nichts angeben. Einige Anhaltspunkte in dieser Hinsicht geben die Schilderungen von VAN BEMMELEN, die ich demnach auch natürlich zur Ergänzung mitberücksichtigt habe.

Abgesehen von einem Beutelembryo erhielt ich die Serien in bereits fertigem Zustande; den Kopf dieses einen habe ich selbst geschnitten und gefärbt, nach vorheriger Anbringung einer Definirebene. Dadurch war es möglich, wenigstens ein vollkommen genaues Modell herzustellen. Ein schon vorher nach einer anderen Serie (ohne Definirebene) angefertigtes Modell zeigt so offenbare Verzerrungen, dass ich von der Herstellung noch anderer Abstand nahm. Ein gutes Modell, das einem mittleren Entwickelungsstadium angehört, gestattet ja auch meist ein genügendes Verständniss dessen, was die Serien jüngerer und älterer Stadien zeigen. Wo es freilich möglich ist, da sollte man nicht unterlassen, von mehreren Stadien Modelle herzustellen, die ja doch immer am genauesten über complicirte Formverhältnisse zu orientiren vermögen.

Bei der Darstellung habe ich den Weg verfolgt, den auch andere Mitarbeiter an diesen Berichten und ich selbst in meiner früheren Veröffentlichung eingeschlagen haben: nämlich in einem ersten, descriptiven Theil zunächst eine genaue Schilderung des Entwickelungszustandes gegeben, den das Kopfskelet in den einzelnen untersuchten embryonalen und Beuteljungen-Stadien darbietet, woran sich dann noch eine Betrachtung des erwachsenen *Echidna*-Schädels unter Zugrundelegung der aus der Entwickelungsgeschichte sich ergebenden Auffassungen anschliesst, und in einem zweiten Theil dann den Entwickelungsgang der einzelnen Componenten des Kopfskeletes für sich zusammenhängend geschildert und die Resultate in ihrer allgemeinen und vergleichenden Bedeutung discutirt. Dass bei dieser Anordnung sich Wiederholungen nicht vermeiden lassen, und überhaupt die ganze Darstellung sehr breit und umfangreich werden musste, liegt auf der Hand, doch aber hielt ich es nach längerem Schwanken geradezu für Pflicht, der Kostbarkeit und Seltenheit des Materiales durch eine möglichst genaue „actenmässige" Beschreibung dessen, was die einzelnen Stadien erkennen lassen, gerecht zu werden. Zum Schluss sollen dann noch die hauptsächlichsten Ergebnisse zusammengestellt werden.

Dass ich mich, wo es nöthig war, an die Darstellungen angeschlossen habe, die schon durch andere Autoren in diesen Berichten von der Anatomie oder Entwickelung gewisser Organe des Kopfes gegeben wurden (GOEPPERT, Hyobranchialskelet; SEYDEL, Nasenhöhle, Gaumenbildung; MAURER, Kiemenspalten; HOCHSTETTER, Gefässe; SCHULMAN, Trigeminusmusculatur), ist selbstverständlich. Lag in diesen Vorarbeiten eine kleine Erleichterung, so ergab sich dagegen eine sehr grosse Schwierigkeit aus dem schon so oft beklagten wenig erfreulichen Zustande, in dem sich zur Zeit noch die Morphologie des Schädels befindet. Eine zusammenhängende Darstellung der Entwickelung des Schädels eines Säugers, d. h. eine solche, die auf Untersuchungen mit modernen Methoden beruhte, giebt es zur Zeit noch nicht, und angesichts dieser an sich so beschämenden Sachlage musste die Schilderung der mancherlei Abweichendes bietenden Befunde bei *Echidna* ganz besonders schwierig sein. Es war unter diesen Umständen nöthig, Vieles in grosser Ausführlichkeit auseinanderzusetzen, was sonst vielleicht mit wenigen Worten zu erledigen gewesen wäre.

Die Betrachtung des erwachsenen Schädels am Schlusse des ersten Theiles habe ich hinzugefügt, um, wenigstens soweit das bei dem Fehlen der älteren Stadien möglich war, die Nutzanwendung der embryonalen Befunde für das Verständniss des fertigen Schädels zu ziehen. Von einer völligen Klarheit in allen Punkten kann vorläufig noch keine Rede sein; es finden offenbar noch sehr wesentliche

Veränderungen und Fortbildungen in den späteren Perioden (nach SEMON's Stadium 51a) statt. Aber Vieles erscheint doch jetzt in einem anderen Lichte, und bei einer erneuten Durcharbeitung des Materiales, das VAN BEMMELEN zur Verfügung stand, würde sich jetzt sicherlich Manches anders deuten und mancher Irrthum vermeiden lassen.

Das Kopfnervensystem habe ich, soweit es von Wichtigkeit war, mitberücksichtigt, und auch auf diesem Gebiete Manches feststellen können, was von allgemeinem Interesse ist. Desgleichen wurde auch dem Gefässsystem die nöthige Aufmerksamkeit geschenkt, und auch hierüber gelegentlich Einiges angemerkt. Genauer bin ich darauf aber nicht eingegangen. Beide, das Nerven- wie das Gefässsystem, vor allem aber das letztere, verlangen dringend eine Neubearbeitung im Anschluss an die Thatsachen, die sich jetzt für das Verständniss des Schädels ergeben haben.

So wird der *Echidna*-Kopf noch geraume Zeit die Forschung beschäftigen müssen, ehe volle Klarheit in allen Punkten erzielt ist. Das Ergebniss aber wird, davon bin ich überzeugt, alle Arbeit lohnen durch eine Fülle neuer Thatsachen und Gesichtspunkte auf dem Gebiete nicht nur des Schädels, sondern sämmtlicher Organe des Kopfes. Und ich wage weiter zu behaupten, dass sich dadurch auch für die grosse Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger noch neue Anhaltepunkte ergeben werden, zuverlässiger als Manches von dem, was als sicheres Ergebniss paläontologischer Forschung proclamirt wird.

Erster Theil.

Stadienbeschreibung.

Embryonen No. 40 und 41, dem Beutelei entnommen.

Diese beiden Stadien behandele ich wie bei der Entwickelung der beiden ersten Wirbel gleichzeitig, da sie sich bezüglich der Skeletanlagen im vorderen Körpergebiet ziemlich auf dem gleichen Stadium befinden. In No. 40 sind das vordere Rumpfgebiet und die Occipitalregion quer, in No. 41 horizontal getroffen.

Ausser im vorderen Rumpfgebiet zeigen die vorliegenden Stadien auch in der Occipitalregion die ersten Andeutungen von Skeletanlagen; in den übrigen Theilen des Kopfes fehlen solche dagegen noch völlig. Die Chorda dorsalis tritt in der Höhe des Abganges des N. spinalis I unter starker, der Nackenkrümmung entsprechender Biegung an die Ventralfläche der Medulla oblongata, folgt derselben jedoch nur eine kurze Strecke weit und biegt dann, ohne die Mittelhirnbeuge in ihrer ganzen Ausdehnung mitzumachen, vom Hinterhirn aus direct an das Zwischenhirn um. Am caudal-dorsalen Umfang der RATHKE'schen Tasche, die noch mit der Mundbucht communicirt, vorüberziehend, endet sie am Ventralumfang des Zwischenhirns in kurzer Entfernung hinter dem blinden Ende jener Tasche. Ihre Spitze liegt dem Zwischenhirnboden eng an.

Die Anlage der Occipitalregion zeigt sich auf diesem Stadium als Verdichtung des embryonalen Bindegewebes, in der Gestalt ähnlich der eines primitiven Wirbelbogens (siehe meine vorige Abhandlung). Man kann somit an ihr die Seitenschenkel (Occipitalpfeiler) unterscheiden, die zwischen dem N. spinalis I und dem Hypoglossus jeder Seite aufsteigen, und die mediale (basale) Partie, die ventral von der Chorda dorsalis dicker ist als dorsal von derselben. Die Seitenschenkel bestehen aus erheblich dichterem Gewebe als die basale Masse, sind aber auch gegen die Umgebung noch nicht scharf abgegrenzt.

Die Anlage der Occipitalregion wird rostralwärts begrenzt durch den mit mehreren ventralen Wurzelbündeln entspringenden Hypoglossus, der nach seinem Abgang von der Medulla ventral- und lateralwärts, gegen die Nerven der Vagusgruppe hin (Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius) verläuft. Es mag gleich hier bemerkt werden, dass er auch später nach der Verknorpelung nicht wie gewöhnlich durch die Occipitalregion, sondern mit der Vagusgruppe durch das Foramen jugulare hierdurch verläuft.

In dem ganzen Gebiet vor dem Hypoglossus sind Skeletanlagen nicht mehr nachweisbar. Die Chorda wird hier auf ihrem Verlaufe ventral vom Gehirn von lockerem embryonalen Bindegewebe (aus sternförmigen oder länglichen anastomosirenden Zellen bestehend) umgeben, das in nicht sehr dicker Schicht das Gehirn von dem Mundhöhlendach trennt. In die durch die Mittelhirnbeuge bedingte Spalte zwischen Hinter- und Vorderhirn dringt dieses subcerebrale Gewebe in Form einer quer gestellten Platte vor, für die ich (1905 b, p. 580) die Bezeichnung Mittelhirnpolster vorgeschlagen habe (mittlerer Schädelbalken, Rathke; vorderer Schädelbalken, Kölliker; primitive Sattellehne, Autt.). Die Chorda tritt in das Mittelhirnpolster nicht ein, sondern biegt, wie geschildert, an seiner Basis von dem Hinterhirn nach dem Zwischenhirn ab. Vor der Rathke'schen Tasche wird die Basis des Vorderhirns vom Ectoderm nur durch eine dünne Schicht lockeren Gewebes getrennt, die sich rostral-dorsalwärts in die sehr dünne Gewebsschicht am Dorsalumfang des Gehirnes fortsetzt. Das mesodermale Gewebe zu beiden Seiten des Gehirnes bildet eine erheblich dickere Schicht als das am ventralen und dorsalen Umfang; es enthält hinten die Ohrblasen, weiter vorn die Augenblasen eingelagert, dazu natürlich Ganglien, Nerven und Gefässe. Der äussere und der innere Nasenfortsatz, die die noch auf dem Zustand einer offenen Tasche befindliche Riechgrube begrenzen, werden von einem gleichmässigen, dichtkernigen Gewebe erfüllt.

Was das Visceralbogengebiet des Kopfes anlangt, so hat Maurer (1899) auf dem vorliegenden Stadium vier Schlundspalten beschrieben. Ich finde jedoch, dass die Spalte, die Maurer als die erste beschreibt, die hyobranchiale, also thatsächlich die zweite ist, während die wirkliche erste, also die hyomandibulare Spalte, von Maurer übersehen worden ist. Diese erste Spalte oder richtiger Schlundtasche dringt als enger Spalt zwischen dem Mandibular- und Hyalbogen lateralwärts, erreicht im

Fig. 2.

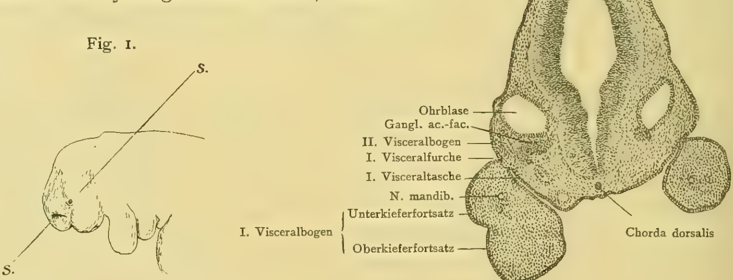


Fig. 1. Umrisszeichnung der Kopfpartie des Embryo 40 in Lateralansicht. Nach Semon. (Aus der Arbeit von Seydel 1899.) Vergr. 12 : 1.

Fig. 2. Schnitt aus Serie 40, um die topographische Beziehung der Ohrblase zur I. Visceraltasche zu zeigen. (Die Schnittrichtung geht aus Fig. 1 hervor.) Vergr. 50 : 1.

Gebiet der ersten Kiemenfurche das Ectoderm und ist mit diesem eine Strecke weit innig verklebt. Ein Durchbruch besteht aber nicht (Textfig. 2). Die Substanzgebiete, die durch die Schlundtaschen getrennt werden (Mandibularbogen, Hyal- und Branchialbogen) bestehen in der Hauptsache aus einem gleichmässigen, dichtkernigen Gewebe; Zellausläufer, durch die die Zellen unter einander zusammenhängen könnten, sind hier nicht zu erkennen. Dorsal von der ersten Schlundtasche gehen die Blasenmassen der beiden ersten Visceralbogen in einander über. Das den Hyalbogen erfüllende Gewebe setzt sich ausserdem vom oberen Ende dieses

Bogens aus an den lateralen Umfang des hier gelegenen Ohrbläschens fort. Wie es sich hier gegen das dem dorsalen Kopfgebiet zugehörige Blastem abgrenzt, wie hoch hinauf und wie weit medialwärts gegen die Wand des Ohrbläschens es sich ausdehnt, lässt sich aus der Serie nicht feststellen.

Ich gebe vorstehend die Umrisszeichnung der Kopfpartie des Embryo 40 in Lateralansicht (Copie nach SEMON, aus der SEYDEL'schen Arbeit) und in Textfig. 2 einen Schnitt durch den oberen Theil des Mandibularbogens. Der Schnitt geht auf der linken Seite (vom Beschauer rechts) durch die Vereinigungslinie der ersten Schlundtasche mit der ersten Schlundfurche, auf der rechten Seite bleibt er dorsal von dieser Vereinigungslinie. Das, worauf es mir ankommt, ist die Thatsache, dass der Schnitt (dessen Richtung aus Textfig. 1 ersichtlich ist) hinter der ersten Schlundfurche und -tasche beiderseits die Ohrblase enthält. Das heisst doch wohl: die Ohrblase liegt an der Wurzel des Zungenbeinbogens. Verfolgt man das den letzteren erfüllende Blastem dorsalwärts, so sieht man es, wie schon erwähnt, in die Massen übergehen, die in Textfig. 2 lateral von der Ohrblase liegen. Die Textfig. 1 macht das sehr leicht verständlich. Daraus ergiebt sich bei einiger Ueberlegung, dass es bei Gebilden, die in diesem Blastem lateral vom ventralen Theil der Ohrblase auftreten, nicht leicht sein wird, festzustellen, ob sie noch dem Blastem des Zungenbeinbogens oder den periotischen, dem neuralen Kopfgebiet angehörigen Massen zugehören. Die Möglichkeit, dass ein Gebilde, das im lateralen Bezirk jenes Blastemes an der Ohrblase auftritt, zum Zungenbeinbogen gehört, muss aber doch wohl zum mindesten zugegeben und berücksichtigt werden. Das Gebilde, das ich hierbei im Auge habe, ist der Stapes.

Beutelembryonen No. 42 und 43.

Die beiden Stadien 42 und 43, die ich wegen ihres nahezu gleichen Entwickelungszustandes zusammen behandele, zeigen auch im Gebiete des Kopfes (wie in dem der vorderen Rumpfregion) wesentliche Fortschritte in der Ausbildung der Skeletanlagen.

In der Occipitalregion setzen sich jetzt die beiden seitlichen aufsteigenden Theile (die Occipitalpfeiler) viel deutlicher gegen die Umgebung ab, sind stärker verdichtet, im Inneren aber schon eine leichte Aufhellung zeigend, und unterscheiden sich gegenüber den aufsteigenden Theilen der Wirbelbogen schon jetzt dadurch, dass sie dorsalwärts die Form von flachen Platten annehmen, die ihre eine Fläche medial-rostralwärts gegen das Gehirn hin, die andere lateral-caudalwärts gegen die Musculatur und Haut hin wenden. Die basale Gewebsmasse in der Umgebung der Chorda, die die beiden Bogenschenkel unter einander verbindet, ist nun ebenfalls stärker verdichtet und besitzt eine beträchtliche Ausdehnung in sagittaler Richtung. Ihr Haupttheil liegt hypochordal und bildet da eine die beiden Bogen verbindende Platte, deren Gewebscharakter etwas anders ist als der der Seitenschenkel: die blassgefärbten, rundlichen Kerne stehen lockerer und werden durch helle, ungefärbte Zonen von einander getrennt. Die ganze Gewebspartie bietet somit ein helleres Aussehen als die Seitenschenkel und den Eindruck eines Gewebes, das sich bereits im Beginn der Verknorpelung befindet. Das direct perichordal gelegene Gewebe ist lockerer, dorsal davon folgt wieder eine etwas dichtere Lage. Dass die Abgrenzung der basalen Theile der Occipitalregion gegen die des ersten Wirbels sehr wenig deutlich ist, habe ich schon in der früheren Abhandlung bemerkt.

Auch die Gebiete vor der Occipitalregion zeigen jetzt ein wesentlich anderes Aussehen als früher. Das vorher gleichmässig lockere Gewebe in der Umgebung des Gehirnes hat jetzt an den meisten Stellen eine Differenzirung in zwei Schichten erfahren: eine innere, das Gehirn direct umgebende, die den ursprünglichen lockeren Charakter beibehalten hat und aus sternförmigen, untereinander anastomosierenden Zellen besteht, sowie eine äussere, dem Epithel der Körperoberfläche und des Munddaches anliegende, die stark verdichtet ist. Die innere, lockere Gewebsschicht, die in ihrer innersten, dem Gehirn direct anliegenden Zone schon jetzt einen besonderen Reichthum an Gefässen erkennen lässt (Anlage der Pia), wird weiterhin zum Aufbau der Hirnhüllen verwendet. Ihre Mächtigkeit ist an den einzelnen Partien

verschieden: besonders gross am lateralen Umfang des Gehirns. Das Genauere kommt bei den einzelnen Regionen zur Sprache.

In der Labyrinthregion ist die erwähnte Differenzirung am ventralen und lateralen Umfang des Gehirns deutlich, reicht jedoch nicht bis zum dorsalen Umfang empor; hier sowie in der oberen Hälfte des lateralen Umfanges fehlt noch die äussere verdichtete Schicht, und lockeres Gewebe füllt den Raum zwischen Gehirn und Ectoderm der Körperoberfläche aus, der dorsal noch von sehr geringer Ausdehnung ist. Am ventralen Umfang des Gehirns ist die dorsale (innere) lockere Schicht dünner als die ventrale (äussere) verdichtete, die sich hinten an die hypochordale Gewebsplatte der Occipitalregion anschliesst und nach vorn bis an die Spitze der Chorda dorsalis, ja noch rostralwärts über dieselbe hinaus zu verfolgen ist (s. Orbitotemporalregion). Diese basale verdichtete Gewebsmasse geht lateralwärts in das Gewebe über, das die ventralen Abschnitte der Ohrblasen umhüllt (Textfig. 5).

Die Chorda dorsalis liegt der Hauptsache nach dorsal auf der besprochenen verdichteten Schicht und senkt sich nur stellenweise etwas tiefer in sie ein.

Lateral vom Gehirn ist es die Ohrblase, in deren Umgebung sich vor Allem die Gewebsverdichtung bemerkbar macht. Aber auch hier folgt zunächst in der unmittelbaren Nachbarschaft des Gehirnes eine lockere Gewebsschicht, die das letztere von der medialen Wand der Ohrblase trennt und das grosse Ganglion acusticofaciale, sowie den Ductus endolymphaticus eingelagert enthält (s. Abbildung bei Ziehen, 1905, Taf. XLI, Fig. 27). Der Zustand der Ohrblase auf diesem Stadium ist, wie Alexander (1904) ausführlich dargestellt hat, noch ein sehr primitiver: sie bildet einen grossen einheitlichen Sack, von dessen medialem Umfang hinten der Ductus endolymphaticus als kurze, blind geschlossene Röhre dorsalwärts steigt, während sich ventral- und medialwärts die Pars inferior labyrinthi, von der Pars superior abgesetzt, ziemlich weit ausdehnt und gegen die Chorda dorsalis vorschiebt. Durch starke Verdichtung ist jetzt das Gewebe am lateralen und caudalen Umfang der Ohrblase ausgezeichnet; von lateral her greift verdichtetes Gewebe in den dorsalen Partien auch etwas um den vorderen Umfang herum medialwärts. Erst in der Umgebung des ventralen blinden Endes der Pars inferior labyrinthi wird das Gewebe lockerer, und diese Partie geht medialwärts in die schon geschilderte basale Gewebsverdichtung der Labyrinthregion über. Auf diese Thatsache, dass das unterste Ende der Pars inferior labyrinthi auf frühem Stadium in einem Gewebe liegt, das nur als laterale Ausbreitung der basalen Gewebsverdichtung erscheint und mehr lockeren Charakter besitzt als das periotische Gewebe in der Umgebung der Pars superior und des Anfangstheiles der Pars inferior, möchte ich besonderen Werth legen. Am grössten Theil des medialen Umfanges der Ohrblase (mit Ausnahme der kleinen Partie ganz vorn oben an der Pars superior und des untersten Endes der Pars inferior) fehlt noch jede Gewebsverdichtung; hier liegt, wie schon gesagt, nur lockeres Gewebe, das die Ohrblase vom Gehirn trennt, soweit der ersteren nicht das grosse Ganglion acusticofaciale und (ganz dorsal) der Ductus endolymphaticus anliegen.

Das verdichtete Gewebe am lateralen Umfang der Ohrblase reicht medialwärts bis dicht an das Epithel der letzteren heran; lateralwärts besitzt es keine scharfe Abgrenzung und dehnt sich jedenfalls viel weiter aus als der späteren Ohrkapsel entspricht, — im Gebiet des obersten Labyrinthabschnittes sogar bis an das Ectoderm der Körperoberfläche. Daraus geht hervor, dass dieses Blastem nicht kurzweg als Anlage der Ohrkapsel zu bezeichnen ist. Aussen von der Pars inferior des Labyrinthes ist die Blastemmasse besonders dick und geht ventralwärts in die Massen über, die den Mandibular- und Hyalbogen erfüllen. In der Höhe des Labyrinthabschnittes, der dem späteren Sacculus entspricht, findet es in einiger Entfernung von der Ohrblase eine laterale Begrenzung durch den Anfangstheil des Facialisstammes, der hier horizontal von vorn nach hinten verläuft. Und hier, dem medialen Umfang des Facialis eng anliegend, ist jetzt bereits

innerhalb des sonst ganz gleichmässigen Blastemes eine rundliche Zellgruppe von der Umgebung abgrenzbar: die erste Andeutung der Stapes-Anlage (Textfig. 5 auf p. 549).

Vom obersten Theil des lateralen Umfanges der Ohrblase setzt sich die Gewebsverdichtung nun auch über das Gebiet der letzteren hinaus dorsalwärts fort und bildet lateral von dem Ductus endolymphaticus eine bis zum Ectoderm reichende Platte, die eine Fläche medial-, die andere lateralwärts kehrt und durch einen etwas weniger verdichteten Gewebszug mit dem oberen Abschnitt des Occipitalpfeilers in Verbindung steht. Auch rostralwärts setzt sich das die Ohrblase umgebende und das eben geschilderte, dorsal von ihr gelegene verdichtete Gewebe als dünne, unmittelbar unter dem Ectoderm gelegene Schicht fort, die in die ebenfalls subectodermale verdichtete Blastemmasse in dem Seitengebiet der Orbitotemporalregion übergeht (Textfig. 4, 5). Bis auf den Dorsalumfang des Gehirnes erstrecken sich diese subectodermalen verdichteten Gewebsmassen noch nicht; hier findet sich, wie gesagt, nur eine dünne, lockere Gewebsschicht zwischen dem Gehirn und dem Ectoderm an der Dorsalfläche des Kopfes.

Zwischen dem verdichteten Blastem am caudalen Ohrblasenumfang und dem Occipitalpfeiler verlaufen in lockerem Gewebe die Nn. glossopharyngeus, vagus, accessorius, hypoglossus; durch die Gewebsmassen am lateralen Umfang der Ohrblase zieht, wie erwähnt, der N. facialis von dem an ihrem vorderen Umfang gelegenen Ganglion aus caudalwärts. Direct rostral von der Ohrblase und ihrer Blastemumhüllung folgt in der ventralen Hälfte lockeres Gewebe mit dem Ganglion Trigemini.

Orbitotemporalregion. Auch in der Orbitotemporalregion sind zwar besondere Skeletanlagen noch nicht abgrenzbar, doch zeigt das embryonale Bindegewebe in den einzelnen Gegenden Verschiedenheiten in Bezug auf Dicke und Dichtigkeit. Am Ventralumfang des Gehirnes folgt vor dem Vorderrand der basalen Gewebsverdichtung der Labyrinthregion zunächst die dicke Masse des Mittelhirnpolsters, die ganz aus lockerem Gewebe besteht (Textfig. 4), davor findet sich zwischen der Basis des Zwischenhirns und dem Epithel des Munddaches eine subcerebrale Gewebsschicht von geringer Dicke, die erst vor dem Abgang der beiden Augenstiele mächtiger wird, da sich hier von der Seite her die Nasenhöhlen zwischen Gehirn und Munddach einschieben. Am Dorsalumfang des Gehirnes ist die Bindegewebsschicht überall nur dünn. Was die Verhältnisse zur Seite des Gehirnes anlangt, so ist die hier gelegene Gewebsmasse in den mehr caudalen Partien sehr ausgedehnt, besonders da, wo sich die Augenblase in sie einlagert; vorn, seitlich von der Grosshirnhemisphäre, ist sie nur dünn. Die Dichtigkeit anlangend, so findet sich unter der Basis des Zwischenhirns zunächst eine dünne, lockere Lage (wie auch in der Labyrinthregion); während die ventrale, an das Epithel des Munddaches anstossende Schicht in ihren Seitenpartien stärker verdichtet ist (erste Andeutung der Balken). Durch die mediane lockere Zone tritt der Hypophysengang hindurch. Vorn, wo die Gehirnbasis von dem Munddach durch die Nasenhöhlen abgedrängt wird, ist das subcerebrale Gewebe mehr gleichmässig verdichtet; es geht unmittelbar in das lockere internasale Gewebe über, und nur unter den vordersten Kuppeln beider Hemisphären hat sich als Abgrenzung gegen das internasale Gewebe bereits eine dichtere Lage, als Anlage der Lamina cribrosa, gebildet (s. Ethmoidalregion).

Von dem Ventralumfang des Zwischenhirns aus erstreckt sich verdichtetes Gewebe auch eine Strecke weit am Lateralumfang des Kopfes dorsalwärts, doch nicht direct neben dem Gehirn, sondern in unmittelbar subectodermaler Lage, als eine Schicht, die nach oben hin dünner wird (Textfig. 3). Caudalwärts hängt sie mit der, bei der Oticalregion geschilderten, subectodermalen Gewebsplatte zusammen, die sich an das verdichtete periotische Blastem anschliesst. Besonders entwickelt ist diese Gewebsverdichtung in der Umgebung der Augenblase (Abb. s. bei Ziehen, 1905, Taf. XLI, Fig. 29). Vom Lateralumfang des Zwischenhirns selbst bleibt sie durch eine dicke Masse lockeren Gewebes getrennt, und solches lockeres,

sehr weitmaschiges, embryonales Bindegewebe füllt auch den weiten Zwischenraum zwischen dem grösseren oberen Abschnitt des lateralen Zwischenhirn-Umfanges und dem Epithel der Körperoberfläche aus und erstreckt sich in dünner Schicht auch auf den Dorsalumfang des Zwischenhirns. Von demselben lockeren Gewebe ist auch das Mittelhirn umgeben; auch hier ist die Schicht lateral sehr dick, dorsal dünn. Ventral liegt, wie schon gesagt, das Mittelhirnpolster, das eine ziemlich dicke, aber aus lockerem Gewebe bestehende Platte bildet (Textfig. 3 und 4).

Ein etwas anderes Aussehen bieten die Gegenden vor der Augenblase. Auch in diesen vordersten Theil des Kopfes setzt sich die lateral-ventral dicht unter dem Ectoderm gelegene Gewebsverdichtung fort, aber hier dehnt sie sich medialwärts sogar bis unmittelbar an die Hemisphäre aus (Ziehen, 1905, Taf. XLII, Fig. 31). Nur dorsal werden die beiden Hemisphären von lockerem Gewebe bedeckt, das sich als schmale trennende Schicht zwischen ihre bereits von einander isolirten Abschnitte einschiebt.

Das verdichtete Gewebe im lateral-ventralen Gebiet der Orbitotemporalregion geht in die verdichteten Massen über, die den Oberkiefer-, inneren und äusseren Nasenfortsatz erfüllen, also auch in das Gewebe, das die Nasenhöhle umgiebt.

Ethmoidalregion. Die Entwickelung der Riechgrube ist auf Stadium 42 ein wenig weiter gediehen als auf Stadium 43, zugleich ist der Erhaltungszustand von Serie 42 etwas besser, weshalb ich mich auf die Darstellung der Verhältnisse der letztgenannten Serie beschränke.

Aus der vorher weit offenen Riechgrube hat sich jetzt das primäre Cavum nasale gebildet. Es sind also, wie Seydel ausführlich gezeigt hat, der innere und der äussere Nasenfortsatz eine Strecke weit mit einander verwachsen; die Verwachsungspartie bildet den primären Boden des Cavum nasale; vor diesem liegt die Apertura nasalis externa, hinter ihm die Apertura nasalis interna, beides Reste der ursprünglichen weiten Zugangsöffnung zu der taschenförmigen Riechgrube. Beide Nasenhöhlen werden noch durch eine breite, internasale Gewebsmasse von einander getrennt, liegen also ganz lateral, zum grossen Theil unterhalb der Seitentheile der Hemisphären, die sich weit nach vorn vorwölben. Eine jede Nasenhöhle setzt sich endlich über das Gebiet der Apertura nasalis interna hinaus nach hinten noch in Form eines Blindsackes fort, dessen Boden durch die Lamina terminalis oder Schlussplatte gebildet wird (s. Seydel).

Von den Gebilden, die in der Umgebung der Nasenhöhlen liegen, werden der innere und der äussere Nasenfortsatz, der durch Verschmelzung beider gebildete primäre Boden der Nasenhöhle und endlich der Oberkieferfortsatz noch durch gleichmässig dichtkerniges Gewebe erfüllt. Dieses umgibt somit den lateralen, ventralen und dorsalen Umfang einer jeden Nasenhöhle und erfüllt auch den Theil des inneren Nasenfortsatzes, der die mediale Begrenzung der Apertura nasalis interna bildet, sowie das ganze Uebergangsgebiet beider Nasenfortsätze in einander am vorderen Umfang der Apertura nasalis externa, so dass hier vorn der Querschnitt der Nasenhöhle allseitig von dichtkernigem Gewebe umgeben ist, das auch den Raum zwischen beiden Höhlen ausfüllt. Weiter nach hinten aber (etwa von dem hinteren Umfang der Apertura nasalis externa ab) wird das weite Spatium internasale von mehr lockerem Gewebe erfüllt, das lediglich nahe über dem Munddach einen medianen, verdichteten, auf dem Querschnitt rundlichen Gewebsstreifen enthält. Derselbe hört noch rostral von der Gegend der Aperturae nasales internae auf. An den medialen Umfang der Nasenhöhle selbst setzt sich nur eine schmale, verdichtete Gewebszone vom dorsalen Umfang aus eine kurze Strecke weit fort. Zwischen der lockeren, breiten, internasalen Gewebsmasse und den vordersten Polen der Hemisphären, d. h. den Theilen derselben, die den Lobi olfactorii entsprechen (eine sichere Abgrenzung ist noch nicht möglich), findet sich als Abgrenzung eine quer gelagerte, verdichtete Schicht, die von den Riechnerven durchbrochen wird und seitlich in das verdichtete Gewebe am Dorsalumfang einer jeden Nasenhöhle übergeht. Weiter caudal hört diese verdichtete Gewebsplatte, die man als Anlage der Lamina cribrosa bezeichnen kann, auf, unterscheidbar zu sein, und der Ventralumfang einer jeden Hemisphäre

blickt neben der Mittellinie direct gegen das lockere, internasale Gewebe. Dagegen wird der ventral-laterale Hemisphärenrand von dem dorsal-medialen Umfang der Nasenhöhle in ganzer Länge der letzteren durch eine dichtere Gewebspartie getrennt, die sich einerseits an den Lateralumfang des Gehirnes, andererseits an

Fig. 3.

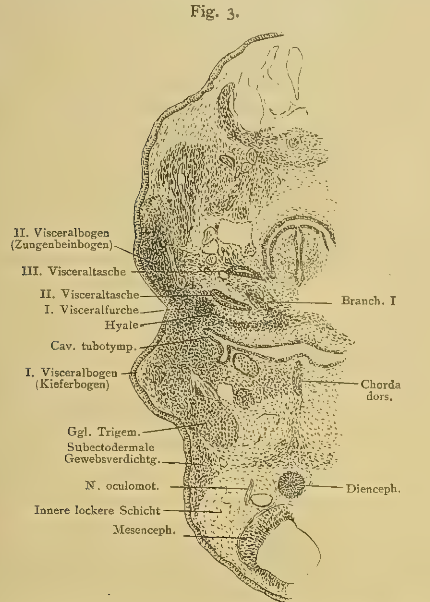
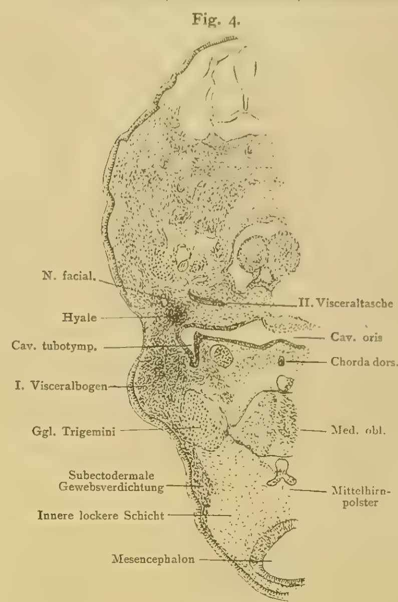


Fig. 4.



den Lateralumfang der Nasenhöhle fortsetzt. (Die Fig. 31 auf Taf. XLII der Arbeit von ZIEHEN [1905] giebt von diesen Verhältnissen eine Vorstellung.)

Visccrales Kopfgebiet. Von den Veränderungen im visceralen Gebiete des Kopfes ist zunächst eine wichtige, die erste Schlundtasche betreffende zu nennen. Der innige Contact, der auf dem vorigen Stadium zwischen der lateralen Kante derselben und dem Ectoderm der Körperoberfläche bestand, hat sich gelöst, und die Tasche hat sich vom Ectoderm zurückgezogen, so dass zwischen ihrer lateralen Kante und der ersten äusseren Schlundfurche ein grösserer Zwischenraum besteht, in dem das Blastem des mandibularen Bogens in das des hyalen Bogens übergeht (Textfig. 3). Ausserdem

Fig. 5.

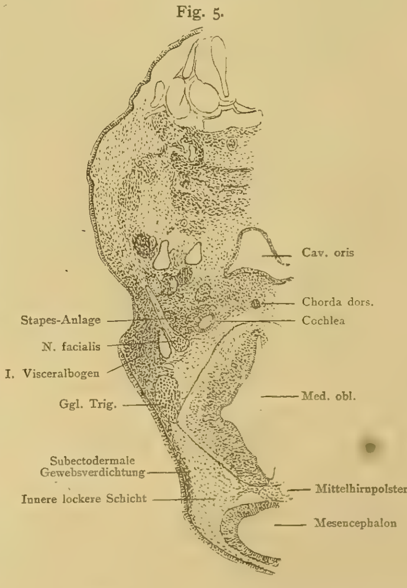


Fig. 3. Stadium 42, Objecttr. 1, Reihe 16, Schnitt 6. Vergr. 30 : 1. Zur Orientirung über das Verhalten des tubotympanalen Raumes, des Kiefer- und Zungenbeinbogens. Der Schnitt trifft die basalen Theile der Anlagen des Hyobranchialskeletes. Im neuralen Kopfgebiet ist der vorderste Theil der Chorda dorsalis und der hinterste basale Theil des Zwischenhirns hinter der Hypophyse getroffen.

Fig. 4. Stadium 42, Objecttr. 1, Reihe 15, Schnitt 6. Vergr. 30 : 1. Der Schnitt liegt dorsal von dem vorigen. Dorsaler Theil des tubotympanalen Raumes und der Anlage der hyalen Skeletspange.

Fig. 5. Stadium 42, Objecttr. 1, Reihe 13, Schnitt 5. Vergr. 30 : 1. Noch weiter dorsal als Fig. 4. Topographie der ersten Anlage des Stapes.

aber hat sie sich wesentlich umgestaltet. Nur in den Schnitten, die durch ihren ventralsten Abschnitt gehen, zeigt sich ihre laterale Kante noch gegen die erste äussere Kiemenfurche hin gerichtet, zugleich ist aber auch schon hier ein Recessus zu erkennen, der von der Vorderwand des medialen Anfangsabschnittes der Tasche aus nach vorn vordringt und wie eine Neubildung der Vorderwand aussieht. Je weiter dorsalwärts man kommt, um so mehr gewinnt er an Umfang, während der noch lateral von ihm folgende Taschenabschnitt kleiner wird, und bald hört der letztere ganz auf, d. h. die erste Schlundtasche erscheint auf dem Horizontalschnitt als ein Spaltraum, der zunächst von der Mundhöhle aus in lateraler Richtung abgeht, dann aber bald rostralwärts umbiegt und somit eine Wand lateral-, die andere medialwärts kehrt (Textfig. 4). Die rostral-dorsale Spitze dieses Raumes ist als kleiner blinder Zipfel dorsalwärts ausgezogen. Dieser Zustand stellt also durchaus nicht mehr das ursprüngliche Verhalten der ersten Schlundtasche dar, sondern ein stark abgeändertes, und so ist es jetzt berechtigter, von dem tubotympanalen Raum zu sprechen. Es ist klar, dass alles, was jetzt lateral von dem vorderen Abschnitt dieses tubotympanalen Raumes liegt, dem Mandibularbogen angehört, da es ja vor der Gegend liegt, die die erste Schlundtasche in ihrem ursprünglichen Verhalten einnahm. Abgesehen hiervon bietet aber das Verhalten des tubotympanalen Raumes jetzt keinen Anhalt mehr bezüglich der Abgrenzung der Gebiete des Mandibular- und des Hyalbogens gegen einander und gegen den dorsalen Kopfbezirk. Namentlich lässt sich aus der Serie nicht feststellen, ob die Ausdehnung des tubotympanalen Raumes in dorsaler Richtung noch die ursprüngliche ist wie die der I. Schlundtasche des früheren Stadiums, oder ob auch in dieser Richtung eine Reduction resp. ein Zurückbleiben des Raumes gegenüber der Umgebung stattgefunden hat. Demnach muss ich es auch unentschieden lassen, wie sich dorsal von der dorsalen Kante des tubotympanalen Raumes die Blastemmassen der beiden ersten Visceralbogen gegen einander und gegen das periotische Blastem abgrenzen.

Somit sind also jetzt die Gebiete der beiden ersten Visceralbogen zwar auf der seitlichen Oberfläche des Kopfes durch die erste Schlundfurche noch gut von einander begrenzt; in der Tiefe aber ist eine solche scharfe Abgrenzung der Massen nicht überall mehr möglich, namentlich nicht oberhalb der zum tubotympanalen Raum umgewandelten ersten Schlundtasche.

Im ganzen Gebiet des Mandibularbogens ist wenigstens auf Stadium 42 eine deutliche Skeletanlage noch nicht vorhanden. Doch lässt sich immerhin schon eine etwas stärkere Concentration des den Unterkiefer erfüllenden Blastems feststellen, die ventral und medial von dem N. mandibularis in der Gegend bemerkbar ist, wo der Stamm dieses Nerven medialwärts den R. lingualis und lateralwärts den R. auriculotemporalis abgiebt, um dann selbst als R. alveolaris inferior rostralwärts zu verlaufen. Der proximale Theil des Mandibularbogens ist noch von einem dichten Blastem erfüllt, das medial von der ersten äusseren Schlundfurche in das des Zungenbeinbogens übergeht, da, wie oben bemerkt, die erste Schlundtasche nicht mehr die Oberfläche des Kopfes erreicht. Auch dorsal von dem tubotympanalen Raum gehen die Blastemmassen der beiden ersten Visceralbogen in einander über.

Ein Skeletstück, dessen allererste Anlage jetzt erkennbar ist, ist der Stapes. Die Anlage zeigt sich, auf Stadium 43 etwas deutlicher als auf Stadium 42, in der Blastemmasse, die lateral von dem ventralen Theil der Ohrblase liegt, als eine rundliche solide Zellmasse, die sich von der Umgebung durch die concentrische Anordnung ihrer Elemente genügend deutlich absetzt (Textfig. 5). Zwischen ihr und dem lateralen Umfang der Ohrblase selbst findet sich noch eine beträchtliche Schicht dichten Bildungsgewebes als Anlage der Ohrkapsel, des perilymphatischen Gewebes und der Bindegewebswand des häutigen Labyrinthes. Die Stapesanlage liegt dorsal von der dorsalen Spitze des tubotympanalen Raumes, also in einer Beziehung zu dem letzteren, aus der bezüglich ihrer Zugehörigkeit etwa zu einem der beiden ersten Visceralbogen nichts gefolgert werden kann. Besonders charakteristisch ist ihre topographische Beziehung zum Facialis. Der

Stamm desselben (vergleichend-anatomisch gesprochen der hintere Hauptast oder R. hyomandibularis, dem der R. palatinus oder R. petrosus superficialis major als vorderer Hauptast gegenübersteht) verläuft von dem vor der Ohrblase gelegenen Ganglion aus zunächst lateral von der Ohrblase und in einiger Entfernung von ihr über die dorsale Kante des tubotympanalen Raumes hinweg caudalwärts und biegt dann erst ventralwärts, um caudal von dem tubotympanalen Raum im Zungenbeinbogen weiter zu verlaufen. Zwischen die Hinterwand des tubotympanalen Raumes und den absteigenden Theil des Nerven schiebt sich hier die Anlage des Cornu hyale des Zungenbeins ein (Textfig. 4). Die Stapesanlage liegt nun hart an der medialen Seite des Anfangstheiles des Nerven, in kurzer Entfernung caudal von dem Ganglion. Sie ist nur durch wenige („Horizontal"-) Schnitte zu verfolgen; ventralwärts verliert sie sich in Blastemmassen, die mit denen des Mandibularbogens zusammenhängen. Das topographische Verhältniss zum Mandibularbogen ergiebt sich aus Textfig. 5. Dieselbe zeigt, dass das proximale Ende des Mandibularbogens sich lateral von dem Anfangstheil des Facialis emporschiebt, und macht es leicht vorstellbar, dass ventral vom Facialis (noch dorsal von dem tubotympanalen Raum) die Stapesanlage mit den Massen des Mandibularbogens zusammenhängt. Die gleiche Figur zeigt aber auch, wie ein Zusammenhang des die Stapesanlage enthaltenden Blastems mit den Blastemmassen des Zungenbeinbogens besteht. Der Zusammenhang wird hergestellt durch die Gewebspartien, die über die dorsale Kante des tubotympanalen Raumes hinweg entsprechend der Verlaufsrichtung des N. facialis caudalwärts ziehen. Ein unmittelbarer Zusammenhang der Stapesanlage mit dem oberen Ende der Anlage der hyalen Skeletspange, die jetzt deutlich ist (siehe unten), besteht aber nicht.

Die Frage, wozu das Blastem gehört, in dem die Stapes-Anlage auftritt, ist auf diesem Stadium nicht ohne Weiteres zu entscheiden; es einfach der Ohrkapsel-Anlage zuzurechnen, weil es mit dem Blastem zusammenhängt, aus dem sich später die Anlage der Ohrkapsel herausdifferenzirt (s. p. 546), wäre meines Erachtens durchaus verfrüht. Vor allem ist der Umstand zu beachten, dass auf dem jüngeren Stadium die Ohrblase unmittelbar an der Wurzel des Zungenbeinbogens lag, und dass sich das verdichtete Blastem aus diesem direct an den lateralen Umfang des unteren Theiles des Ohrbläschens fortsetzte (p. 545). Wo hier seine Grenze zu suchen ist, vermochte ich nicht genau festzustellen. Noch weniger ist das auf dem vorliegenden Stadium möglich, deshalb muss aber doch damit gerechnet werden, dass hier am lateralen Umfang des Ohrbläschens periotisches und hyales Blastem zusammenstossen. An geeigneterem vollständigeren Material würde versucht werden müssen, die Grenzen der verschiedenen Blastemmassen auf jungen Stadien genau festzustellen und ferner die Schicksale derselben Schritt für Schritt so weit als möglich zu verfolgen, ehe sich bezüglich der Zugehörigkeit der Stapes-Anlage ein bindendes Urtheil abgeben lässt. Vor Allem wird es sich um die Verschiebungen handeln, die die Massen der proximalen Enden der beiden ersten Bogen erleiden. Wenn, was ich dem oben Gesagten zufolge durchaus nicht für unmöglich halte, das Blastem, in dem der Stapes auftritt, vom Zungenbeinbogen stammt, so würde das ja heissen, dass das Zungenbeinbogen-Blastem eine Verschiebung der Art erfahren hat, dass es mit seinem obersten Theil sogar an die mediale Seite des Mandibularbogen-Blastemes gelangt ist (vergl. Textfig. 5). Natürlich muss das noch nachgewiesen werden, aber unmöglich erscheint es mir gar nicht. Der Umstand, dass der Facialis erst so eigenthümlich um die Ohrblase herum verläuft, ehe er ventralwärts abbiegt, giebt doch auch zu denken und berechtigt zu der Frage, wo der eigentliche Eintritt des Nerven in hyales Blastem liegt.

Endlich sind auf Stadium 42 auch die Anlagen des Hyobranchialskeletes deutlich vorhanden und bereits von Göppert (1901) durchaus zutreffend geschildert und abgebildet worden. Die Anordnung der Visceralspalten kann ich daher übergehen, und auch bezüglich der Skeletanlagen kann ich im Wesentlichen nur Göppert's Darstellung wiedergeben. Erkennbar sind jetzt die Anlagen der hyalen und dreier branchialen Skeletspangen, von denen die beiden letzten die Thyreobranchialia, d. h. die beiden Componenten des Thyreoids darstellen, und uns daher nicht weiter zu beschäftigen brauchen. (Die Bezeichnung Thyreobranchialia halte ich für zweckmässiger, als das oft gebrauchte Thyreohyalia. Siehe

GAUPP, 1905 d, p. 1043.) In Betracht kommen hier nur die hyale und die erste branchiale Skeletspange als Componenten des Zungenbeins. Die hyale Skeletspange besteht, um mit GÖPPERT's Worten zu reden, „aus einer Masse dicht an einander gedrängter Zellen, die einen deutlich sich von der Umgebung abhebenden Gewebsstrang bilden. An den Schnitten, die den Boden der Kopfdarmhöhle treffen, sieht man, dass die Anlage mit der anderseitigen zusammenhängt. Die der Copula entsprechende Brücke ist aber viel lockerer gefügt und erscheint darum heller, weniger gegen die Umgebung abstechend als der Bogen selbst." (Siehe Fig. 19 auf Taf. XIX der GÖPPERT'schen Arbeit und die nebenstehende nach GÖPPERT reproducirte Textfig. 6). Dieser Schilderung ist hinzuzufügen, dass die Anlage der hyalen Skeletspange sich an ihrem lateralen Ende dorsalwärts krümmt und hinter der ersten Schlundtasche aufsteigt (Textfig. 3, 4). Da die letztere, wie schon erwähnt wurde, sich jetzt stark medialwärts zurückgezogen hat, so liegt die Spange auf eine längere Strecke caudal-lateral von der Kante, an der ihre Hinterwand in die laterale Wand des vorhin geschilderten vorderen Recessus des tubotympanalen Raumes umbiegt. Im Uebrigen folgt sie aufsteigend dem rostralen Umfang des hinteren Hauptstammes des Facialis. Ihre Abgrenzung gegen die Umgebung ist sehr unscharf, und noch bevor sie am Facialis die Abgangsstelle der Chorda tympani erreicht hat, hört sie ganz auf, unterscheidbar zu sein und geht in das allgemeine verdichtete Blastem auf, das längs des Facialis über den Dorsalumfang des tubotympanalen Raumes hinweg sich in rostraler Richtung gegen die Ohrblase hinzieht, und in dem, wie schon gesagt, die Anlage des Stapes liegt.

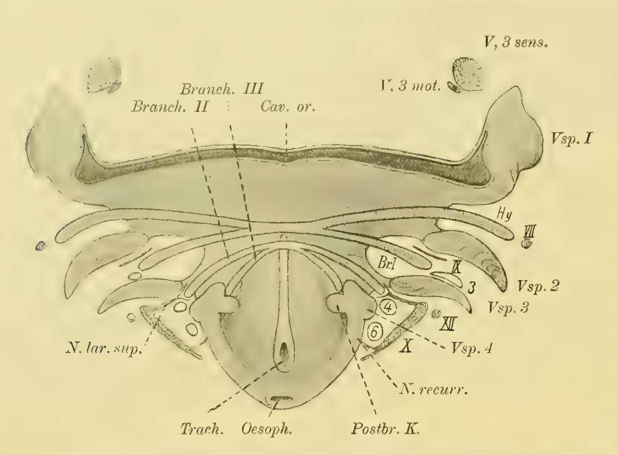


Fig. 6. Stadium 42. Kopfdarm mit den Visceralspalten, von der Ventralseite gesehen, nach einem Plattenmodell. Aus der Arbeit von GÖPPERT in diesen Berichten. *3, 4, 6* Arterienbogen.

Im dritten Visceral- (ersten Branchial-)bogen ist die Anlage der ersten branchialen Skeletspange, d. h. des Cornu branchiale I des späteren Hyoids, deutlich. Sie ist kürzer, verhält sich aber sonst ähnlich wie die der hyalen Spange und steht somit auch mit der medianen weniger deutlichen Verdichtung in Zusammenhang. Von der zweiten und dritten branchialen Skeletspange mag erwähnt sein, dass sie sich in ähnlicher Weise verhalten wie die beiden genannten Spangen: sie befinden sich ebenfalls auf dem Zustand eines verdichteten Blastemes und gehen mit ihren medialen Enden in eine mediane unpaare Gewebsverdichtung über, die sich sehr undeutlich von der Umgebung abhebt (s. Textfig. 6).

Beutelembryo No. 43 a.

Die Serie 43 a zeigt die verschiedenen Organe des Kopfes schon auf einem wesentlich weiter entwickelten Zustand als 42 und 43, wie das speciell für die Ohrblase durch ALEXANDER und für die Nasenhöhle durch SEYDEL genauer beschrieben worden ist. Das Stützgewebe lässt dagegen nur in dem vorderen Rumpfgebiet und der Occipitalregion einen deutlichen Fortschritt in dem Auftreten von Knorpel erkennen; in den drei vorderen Schädelregionen ist Knorpel noch nicht vorhanden, und alle Organe werden nur von embryonalem Bindegewebe umgeben, das lediglich in Bezug auf seine Dichte Unterschiede an

einzelnen Localitäten erkennen lässt. Wie weit in dieser Hinsicht gegenüber dem vorigen Stadium Veränderungen eingetreten sind, ist jedoch mit Sicherheit nicht zu sagen, da der Erhaltungszustand des Embryo kein sehr guter ist, und das Stützgewebe starke Schrumpfungen erlitten hat. Unter diesen Umständen beschränke ich mich auf die Darstellung der Verhältnisse im Gebiet der Occipitalregion.

Die Skeletanlagen der Occipitalregion, nämlich die hypochordale Platte und die beiden aufsteigenden Occipitalpfeiler, bestehen jetzt aus einem Gewebe, das man wohl als jungen Knorpel bezeichnen darf (s. meine frühere Veröffentlichung, 1907, p. 486). Zwischen den drei Theilen besteht homocontinuirlicher Zusammenhang, doch lassen zwei durch die dichtere Stellung der Kerne ausgezeichnete Zonen darauf schliessen, dass jeder von ihnen selbständig verknorpelte. Die hypochordale Platte, die die Pars occipitalis der späteren Basalplatte repräsentirt und somit auf die Gegend caudal von dem häutigen Labyrinth beschränkt ist, schliesst caudal mit einer leichten medianen Einziehung ab, neben der jederseits ein flacher Höcker caudalwärts vorspringt, der aber erst von nicht verknorpeltem Gewebe gebildet wird: die erste Andeutung des Condylus occipitalis. Rostralwärts geht die knorpelige hypochordale Platte in nicht verknorpeltes und auch nicht besonders verdichtetes Gewebe über, das sich in der Umgebung der Chorda ventral vom Gehirn nach vorn fortsetzt. Die Chorda dorsalis tritt unter scharfer Knickung auf die Dorsalfläche der Platte und zieht auf ihr nach vorn, in ihrem hintersten Abschnitt von etwas reichlicherem indifferenten („perichordalen“) Bindegewebe umgeben, das sich an den ersten Wirbelkörper anschliesst (s. meine frühere Abhandlung). Weiter vorn ist eine besondere perichordale Gewebsschicht nicht mehr unterscheidbar, und die Chorda bettet sich etwas tiefer in den Knorpel der Hypochordalplatte ein. Dass die Chorda bei ihrem Uebertritt auf die Schädelbasis einen Winkel macht, geht aus den Schnittbildern hervor, die die Chorda in den Wirbelkörpern rein quer, auf der Basalplatte aber longitudinal getroffen zeigen. Die Occipitalpfeiler, die sich unmittelbar an die Basalplatte anschliessen, sind in ihrer ventralen Hälfte auch schon verknorpelt, in ihrem oberen plattenförmigen Abschnitt dagegen noch auf dem Zustand verdichteten Bindegewebes.

Beutelembryo No. 44.

(Taf. LXVIII, Fig. 1—4.)

Bis zu dem Stadium 44 hat die Bildung von Knorpel weitere Fortschritte gemacht; er findet sich jetzt ausser in der Wirbelsäule und der Occipitalregion des Schädels auch noch in der Labyrinth- und Orbitotemporalregion, und nur die Ethmoidalregion ist noch mehr zurück, wenn auch an einzelnen Stellen selbst hier schon Partien sich zeigen, die wohl auf den Namen Knorpel Anspruch erheben können. Das neurale Cranium befindet sich auf dem Zustand der Heterocontinuität.

Der Embryo ist in Schnitte zerlegt, die im Kopfgebiet etwa parallel zu der Basis des chordalen Schädelabschnittes verlaufen, hier also Horizontalschnitte darstellen, während die vorderen Wirbel, infolge der starken Abknickung des Kopfes gegen den Rumpf, quer getroffen sind.

Im Bereiche des ganzen **chordalen Schädelabschnittes** findet sich jetzt ein einheitlicher knorpeliger Schädelboden, die Basalplatte, die durchweg hypochordal gelagert ist. Es ist also jetzt auch das Gewebe an der Basis der Oticalregion verknorpelt. In welcher Weise dies geschah, war an dem vorhandenen Material nicht festzustellen; das vorliegende Stadium zeigt die Platte, wie gesagt, einheitlich, ohne dass eine Grenze zwischen der schon vorher vorhandenen Pars occipitalis und der neu hinzugekommenen Pars otica erkennbar wäre.

Die Pars occipitalis der Platte zeigt für sich selbst, abgesehen von dem reiferen Charakter des Knorpels, gegen früher keine nennenswerthe Veränderung; bemerkenswerth ist jedoch, dass sich bis auf sie

jetzt der perichordale Knorpelzapfen heraufersteckt, der den ersten Wirbelkörper cranialwärts fortsetzt und den späteren Dens epistrophei darstellt. Von seiner Spitze aus ordnen sich die auf die Schädelbasis sich erstreckenden Bindegewebselemente zu den Ligg. alaria (Taf. LXVIII, Fig. 1 u. 2). Hierüber wurde in meiner früheren Arbeit ausführlich gehandelt und daraus der Schluss gezogen, dass das vorderste Ende des Dens aus perichordalem Gewebe hervorgeht, das zur Anlage der Occipitalregion gehört. Die Chorda dorsalis tritt aus dem Dens unter scharfer Knickung auf die Dorsalfläche der Basalplatte und liegt dieser auch bis an ihren Vorderrand im Wesentlichen dorsal auf (Taf. LXVIII, Fig. 2). Der Hinterrand der Basalplatte ist durch die mediane Incisura intercondyloidea tief eingeschnitten, deren Rand bis an die Mittellinie heran abgerundet ist.

Im Anschluss an den occipitalen Theil der Basalplatte steigen die Occipitalpfeiler auf, die jetzt auch vollständiger verknorpelt sind. Wie früher, so ist auch jetzt jeder Occipitalpfeiler in seiner ventralen Hälfte ein dicker Pfeiler (Taf. LXVIII, Fig. 2 u. 3) und nimmt dorsal die Form einer dünnen Platte an, die ihre eine Fläche medial- und etwas rostralwärts gegen das Gehirn, die andere demnach lateral- und etwas caudalwärts gegen die Umgebung des Schädels kehrt (Taf. LXVIII, Fig. 4). Der hintere Rand der ventralen Hälfte ist caudal- und lateralwärts convex und bildet so die Anlage des Condylus occipitalis, die sich, wie schon angedeutet, auf den Hinterrand der Basalplatte längs der Incisura intercondyloidea bis an die Mittellinie fortsetzt. Von dem Bogen des ersten Wirbels wird der ventrale Theil des caudalen Occipitalpfeilerrandes nur durch eine sehr dünne Schicht Bindegewebe getrennt; weiter dorsal wird der Abstand zwischen beiden Skelettheilen viel grösser; durch das lockere Gewebe zwischen ihnen tritt der erste Spinalnerv nach aussen. (Der verschieden grosse Abstand zwischen dem Occipitalpfeiler und dem ersten Wirbelbogen in dem ventralen und dem dorsalen Gebiet beruht einerseits darauf, dass der ventrale Abschnitt des ersten Wirbelbogens in sagittaler Richtung verbreitert ist, so die Anlage der Massa lateralis atlantis bildend, andererseits darauf, dass die dorsale Hälfte des Wirbelbogens etwas caudalwärts abgebogen ist.)

Eine knorpelige Verschmelzung des Occipitalpfeilers mit der Ohrkapsel besteht noch nicht. Zwischen den mehr ventralen Abschnitten beider Theile treten der Hypoglossus, Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus aus dem Schädelraum heraus; dorsal von den Nerven ist der Occipitalpfeiler mit dem caudalen Umfang der Ohrkapsel durch dichteres Bindegewebe, aber nicht durch Knorpel verbunden (Taf. LXVIII, Fig. 3). Ebenso ist zwischen dem obersten plattenförmigen Theil des Occipitalpfeilers und der unteren Hälfte der Supracapsularplatte, die sich an die Ohrkapsel anschliesst (s. Oticalregion), noch eine Grenzzone von nicht verknorpeltem Gewebe vorhanden (Taf. LXVIII, Fig. 4), während dagegen noch weiter dorsal schon Verschmelzung zwischen dem Occipitalpfeiler und dem Fortsatz, in den die Supracapsularplatte übergeht, besteht. Der Occipitalpfeiler steigt ziemlich hoch am Seitenumfang des Gehirns in die Höhe, ohne jedoch dessen Dorsalumfang zu erreichen. An seinem oberen Ende nimmt der Knorpel allmählich immer jüngeren Charakter an und geht dann in eine Schicht verdichteten Bindegewebes über, die, eine Art häutiger Schädeldecke bildend, das Cavum cranii dorsalwärts abschliesst. Das Tectum posterius wird bei der Oticalregion besprochen werden.

Oticalregion. Der Unterschied, den die Oticalgegend jetzt gegenüber dem vorigen Stadium zeigt, ist sehr beträchtlich. Nicht nur die Basalplatte dieser Gegend ist jetzt gut verknorpelt, sondern es besteht auch bereits der erste Anfang einer knorpeligen Ohrkapsel und, an den dorsalen Rand derselben sich anschliessend, eine knorpelige Supracapsularplatte.

Was zunächst die Pars otica der Basalplatte anlangt, so wurde bereits bemerkt, dass dieselbe sich ohne Grenze an die Pars occipitalis derselben anschliesst. Rostralwärts reicht sie bis an die beiden inneren Carotiden, die in ventral-dorsaler Richtung zum Gehirn aufsteigen. Der Theil der Anlage der

Schädelbasis, den sie auf diesem Wege durchbrechen, ist selbst noch unverknorpelt und stellt eine schmale, quer verlaufende Zone zwischen dem Vorderrande der Basalplatte und den paarigen basalen Knorpeln der Orbitotemporalregion dar (Taf. LXVIII, Fig. 1). Die Chorda dorsalis liegt der Platte auf, senkt sich aber in der vorderen Oticalgegend etwas tiefer in den Knorpel der Platte ein, so dass sie auch seitlich von demselben berührt wird, doch bleibt ihr dorsaler Umfang von Knorpel unbedeckt. Sie ist hier sehr stark geschlängelt, sowohl in dorso-ventraler wie in bilateraler Richtung, daher erscheint ihr Querschnitt auf Fig. 1 der Taf. LXVIII innerhalb der Basalplatte. Vorn tritt sie in die erwähnte unverknorpelte Bindegewebszone und endet hier, dem hinteren Umfang der Hypophysis eng angeschmiegt, mit einem dorsalwärts gebogenen Ende. Somit liegt die Basalplatte bis zu ihrem Vorderrande hypochordal; in das Mittelhirnpolster setzt sich die Verknorpelung nicht fort.

Die Pars otica der Basalplatte zeigt eine durch die beiderseitigen Ductus cochleares bedingte sehr beträchtliche Verschmälerung im transversalen Durchmesser (Taf. LXVIII, Fig. 1). An ihren lateralen Rand schliesst sich stark verdichtetes kernreiches Gewebe an, das den ventralen, vorderen, hinteren und medialen Umfang des Ductus cochlearis umgiebt. Auf die vordere Partie dieses Gewebes hat sich die Verknorpelung bereits etwas fortgesetzt; der hier gebildete Knorpelstreifen erscheint auf den Horizontalschnitten wie ein Horn, in das die Basalplatte vorn jederseits ausläuft, und das, lateralwärts gekrümmt, den vorderen Umfang des Ductus cochlearis bogenförmig umgreift (Taf. LXVIII, Fig. 1). Dagegen ist auf den ventralen Umfang des Labyrinthes der Knorpel noch nicht fortgesetzt; hier liegt nur verdichtetes Gewebe, das sich dem Seitenrande der Basalplatte anschliesst.

Ohrkapsel. In der Umgebung des Labyrinthes hat sich jetzt an einigen Stellen aus dem periotischen Gewebe Knorpel gebildet und formt eine noch sehr unvollkommene Ohrkapsel. Im Gegensatz aber zu dem periotischen „Blastem", das dem epithelialen Bläschen eng anlag, wird die Knorpelkapsel von ihm durch eine dünne Schicht lockeren Gewebes getrennt, oder mit anderen Worten: die Knorpelkapsel entsteht aus jenem Blastem, braucht es aber nicht vollständig auf, sondern lässt die innerste Schicht unbetheiligt.

Alexander trägt Bedenken, das Gewebe der Ohrkapsel jetzt schon als Knorpel zu bezeichnen, und spricht nur von Vorknorpel, der an einzelnen Stellen des periotischen Gewebes erkennbar sei. Es ist ja in der That manchmal, wenn nicht specifische Färbungen angewendet wurden, sehr schwer, eine Entscheidung darüber zu treffen, ob man ein Gewebe noch Vorknorpel oder schon Knorpel nennen soll; im vorliegenden Falle möchte ich glauben, dass die Bezeichnung Knorpel, allerdings „junger Knorpel", bereits Berechtigung besitzt; die Kerne werden durch Züge einer hellen Grundsubstanz getrennt, und das verschiedentlich zu constatirende Vorhandensein einer besonders hellen Zone um den Kern, die nur einen Spaltraum darstellen kann, zeigt, dass diese Grundsubstanz eine gewisse feste Consistenz besitzt. Gegenüber dem Knorpel der Occipitalregion und der Basalplatte, der schon älter ist, hebt sich der periotische allerdings deutlich ab.

Das häutige Labyrinth befindet sich bereits auf einem Zustand hoher Ausbildung (vergl. Alexander, 1904, p. 14 und Taf. I, Fig. 11 und 12). Vor allen Dingen haben sich die Bogengänge abgeschnürt; aus der anfänglich vorhandenen Plica semicircularis communis sind der vordere und der hintere, aus der Plica semicircularis lateralis ist der äussere Bogengang entstanden. Die Pars inferior ist zu einem längeren Kanal ausgewachsen, der medial-, ventral- und etwas vorwärts gerichtet ist und im Niveau der Schädelbasis in geringer Entfernung seitlich von der Chorda mit einem nach aussen und etwas caudalwärts umgebogenen blinden Ende aufhört. Der obere Theil der Pars inferior, dem späteren Sacculus entsprechend, ist erst sehr undeutlich von dem übrigen Hauptheil, der den Ductus cochlearis darstellt, abgegrenzt.

Eine Kapsel aus dem oben geschilderten jugendlichen Knorpelgewebe findet sich auf dem vorliegenden Stadium in Gestalt einer Schale, die vor allem den lateralen, und theilweise auch noch den vorderen und den hinteren Umfang der Pars superior des Labyrinthes umgiebt, dagegen medial, dorsal und

ventral noch weit offen ist. Der ausgedehnteste Theil ist die laterale Wand: eine Knorpelplatte, die, in longitudinaler Richtung etwas nach aussen convex gekrümmt, lateral von der Pars superior des häutigen Labyrinthes liegt (Taf. LXVIII, Fig. 2 und 3). Dorsal geht sie ohne nachweisbare Grenze in die Supracapsularplatte (Lamina supracapsularis) über, die dorsal vom Labyrinth die laterale Begrenzung des Cavum cranii bildet (Taf. LXVIII, Fig. 4). In Zusammenhang mit der lateralen Wand beginnt auch das Gewebe, das den körperlichen Winkel zwischen den 3 Bogengängen ausfüllt, und das ich kurz als Massa angularis bezeichnen will (Taf. LXVIII, Fig. 3), zu verknorpeln.

Was die ventrale Ausdehnung des Knorpelbildungsprocesses anlangt, so lassen sich seine ersten Anfänge noch am lateralen Umfang des lateralen Bogenganges, in Spuren auch in dem verdichteten Gewebe am Ventralumfang dieses Bogenganges, und endlich in der Anlage der Crista parotica nachweisen, die vom lateralen Umfang des äusseren Bogenganges aus ventralwärts vorspringt (Taf. LXVIII, Fig. 1). Die Ausdehnung der Leiste in longitudinaler Richtung ist bedeutender als die in dorso-ventraler Richtung; ihre eine Fläche kehrt sie lateral-, die andere medialwärts. Letztere Fläche ist damit zugleich dem oberen Abschnitt der Pars inferior labyrinthi zugekehrt (Taf. LXVIII, Fig. 1) und wird von diesem, dem eine eigene Knorpelwand noch fehlt, nur durch eine dicke Schicht verdichteten Gewebes getrennt, in dem der N. facialis und die V. capitis lateralis verlaufen, und die Anlage des Stapes sichtbar ist.

Am dorsalen Umfang des vorderen und des hinteren halbzirkelförmigen Kanales ist nur kernreiches verdichtetes Gewebe vorhanden, das in die laterale Ohrkapselwand und die Lamina supracapsularis übergeht. Medial von ihm steigt der Ductus endolymphaticus empor. Eine Andeutung von Knorpelbildung findet sich (im Anschluss an den Vorderrand der Seitenwand) am vorderen Umfang des Canalis semicircularis anterior und seiner Ampulle und greift ganz dorsal sogar schon etwas auf den medialen Umfang des Bogenganges über. Diese Partien, die die ersten Spuren der Verknorpelung zeigen, sind jedoch noch sehr wenig ausgedehnt; der ganze vordere Umfang des Utriculus blickt noch gegen unverknorpeltes Gewebe, das ihn von dem sehr grossen Ganglion trigemini trennt (Taf. LXVIII, Fig. 2). Dagegen ist eine ausgedehntere jungknorpelige Wand bereits am hinteren Umfang der Pars superior vorhanden. Sie schliesst sich an den Hinterrand der Seitenwand unter etwa rechtem abgerundetem Winkel an, blickt demnach mit einer Fläche caudal-, mit der anderen oralwärts (Taf. LXVIII, Fig. 3). Ihr dorsaler Theil, der am caudalen Umfang des hinteren Bogenganges liegt, ist in transversaler Richtung nur wenig ausgedehnt, ventralwärts wird er breiter und deckt den Utriculus von hinten. In diesen unteren Abschnitt schneidet von unten her eine kleine Lücke ein, die nur bindegewebig verschlossen wird, entsprechend der Stelle, der die Vagusgruppe anliegt. Der medial von dieser Lücke gelegene Theil der knorpeligen Hinterwand der Pars superior setzt sich ventralwärts in ein schmales Knorpelband am caudal-medialen Umfang der Pars inferior fort (siehe unten).

Die geschilderte, noch sehr unvollkommene Knorpelkapsel ist, abgesehen von dem eben genannten Knorpelband, durchaus auf die Pars superior des häutigen Labyrinthes beschränkt. Das periotische Gewebe in der Umgebung der Pars inferior labyrinthi ist fast überall noch unverknorpelt. Am deutlichsten verdichtet ist es in der Umgebung der Cochlea, und von hier aus geht es ohne scharfe Grenze in die Basalplatte über, so dass es als der laterale, durch die Einlagerung des Ductus cochlearis in seiner Anordnung beeinflusste Theil dieses Basalplattengewebes erscheint. Nur an zwei Stellen zeigt auch das periotische Gewebe in der Umgebung des unteren Labyrinthabschnittes schon Knorpelbildung. Die eine findet sich am medialen Umfang, hinter dem grossen Ganglion acustico-faciale. Hier erstreckt sich der schon oben genannte Knorpelstreifen (Commissura basi-vestibularis) im Anschluss an die Hinterwand der Pars superior ventral- und medialwärts (Taf. LXVIII, Fig. 2), hört dann aber frei auf, ohne die Basalplatte zu

erreichen. Die zweite Stelle, an der zu einer knorpeligen Umschliessung der Pars inferior labyrinthi der Anfang gemacht wird, ist der vordere Umfang des untersten Schneckenendes: auf diesen erstreckt sich, wie p. 555 erwähnt, der Knorpel von der Basalplatte aus eine Strecke weit herauf (Taf. LXVIII, Fig. 1).

In der Umgebung des oberen Abschnittes der Pars inferior labyrinthi ist das periotische Gewebe am wenigsten deutlich verdichtet. Dem medialen Umfang des Sacculus liegt das grosse Ganglion acustico-faciale sehr enge an; am vorderen Umfang des Sacculus zieht der R. anterior des Acusticus und vor diesem der N. facialis vorbei. In der Umgebung dieser Theile ist das Gewebe noch locker, und nur vor dem Facialis zieht ein dichterer Gewebsstreifen von der häutigen Vorderwand der Pars superior der Kapselanlage ventralwärts zu dem periotischen Gewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis. Dieser Gewebsstreifen mag präfaciale Commissur heissen; er gehört nicht eigentlich mehr der Ohrkapsel an, verbindet aber den oberen und den unteren Abschnitt der Anlage derselben. Am lateralen Umfang des Sacculus liegt ungeordnetes dichtes Gewebe, das sich bis an die Crista parotica lateralwärts ausdehnt und die Anlage des Stapes, ferner die V. capitis lateralis und den hinteren Hauptstamm des Facialis enthält; der caudale Umfang des Sacculus wird durch verdichtetes periotisches Gewebe von den Nerven der Vagusgruppe getrennt.

In der Umgebung des häutigen Labyrinthes resp. der Ohrkapselanlage finden sich somit mehrere Nerven. Caudal liegt die Vagusgruppe nebst dem Hypoglossus, vom häutigen Labyrinth nur durch eine Bindegewebswand getrennt; medial findet sich das grosse Ganglion acustico-faciale, dem Labyrinth sehr eng anliegend. Das Ganglion entsendet einerseits die Acusticusäste, andererseits den N. facialis. Letzterer verläuft vor dem Sacculus (aber von diesem durch den R. anterior Acustici getrennt) hinweg lateralwärts und bildet vor dem Sacculus das deutliche Ganglion geniculi. Von hier aus gehen dann seine zwei Hauptäste weiter: der R. anterior s. palatinus und der R. posterior s. hyomandibularis. Letzterer verläuft um den lateralen Umfang des Sacculus herum von vorn nach hinten, wobei er ventral vom Canalis semicircularis lateralis und medial von der Crista parotica liegt. An der Anlage des Stapes zieht er lateral vorbei. Der Verlauf des R. anterior s. palatinus wird später besprochen werden.

Lamina supracapsularis und Tectum posterius. An den dorsalen Rand der Ohrkapsel, d. h. der lateralen Ohrkapselwand, schliesst sich die Supracapsularplatte an, die oberhalb des Labyrinthes eine Strecke weit das Cavum cranii lateral begrenzt (Taf. LXVIII, Fig. 4). Eine von der Ohrkapsel unabhängige Verknorpelung war für keinen Abschnitt derselben nachzuweisen, allerdings ist die horizontale Schnittrichtung der Serie zur Klärung dieser Frage nicht günstig: eine etwa vorhandene Trennungszone würde der Länge nach getroffen sein und sich um so leichter der Wahrnehmung entziehen, als ja auch der Knorpel der Ohrkapsel und Supracapsularplatte selbst noch sehr jungen Charakter besitzt. Dicht über der Ohrkapsel (also nachdem der vordere Bogengang in den Schnitten verschwunden ist) ist die Supracapsularplatte in rostro-caudaler Richtung noch ebenso breit wie die laterale Ohrkapselwand; caudalwärts wird sie durch eine Zone nicht verknorpelten Gewebes von dem platten Theil des Occipitalpfeilers getrennt, rostralwärts geht sie in eine Schicht verdichteten, aber nicht verknorpelten Gewebes über, die vorn mit der bereits verknorpelten Ala orbitalis zusammenhängt (Anlage der Commissura orbitoparietalis) [Taf. LXVIII, Fig. 4]. Die Höhe der Lamina supracapsularis (in dorso-ventraler Richtung) ist noch nicht sehr bedeutend; in kurzer Entfernung über der Ohrkapsel geht der Knorpel in eine Platte von verdichtetem Gewebe über, das nur in seiner caudalen Partie noch länger (d. h. weiter dorsalwärts) den Beginn der Knorpelbildung erkennen lässt. Körperlich gedacht, würde das also so auszudrücken sein, dass die aus jungem Knorpel bestehende Supracapsularplatte sich dorsalwärts in einen verschmälerten Fortsatz auszieht, der sich an ihre caudale Hälfte anschliesst. Dieser Fortsatz verschmilzt weiter dorsal mit dem oberen Theil des Occipitalpfeilers, während er sich rostralwärts gegen die übrige Masse der Anlage der Supracapsularplatte schärfer absetzt. Letztere bleibt noch eine Strecke weit (dorsalwärts) leidlich gut erkennbar und auch durch die gleich-

mässig gehäufte Anordnung der Kerne abgegrenzt gegenüber der Anlage der Commissura orbitoparietalis, die sich zur Ala orbitalis herüberspannt und aus dicht gedrängt liegenden spindelförmigen Zellen mit gleichmässig longitudinal gerichteten Längsaxen besteht (Taf. LXVIII, Fig. 4). Endlich, auf noch weiter dorsal gelegenen Schnitten, findet sich als laterale Begrenzung des Cavum cranii nur eine Schicht verdichteten embryonalen Bindegewebes, das sich auch als Decke über den Dorsalumfang des Cavum cranii fortsetzt. In diesem Deckengewebe ist jedoch im Anschluss an die mit einander verschmolzenen oberen Theile der Supracapsularplatte und des Occipitalpfeilers ein schmaler, im Beginn der Verknorpelung begriffener Streifen nachweisbar, der an der Decke des Cavum cranii mit dem der anderen Seite zusammenhängt. Es ist dies die erste Anlage des Deckenabschnittes der Otical- und der Occipitalregion, den ich seiner Zeit (1893) als Tectum synoticum bezeichnet habe, den ich aber hier lieber mit dem indifferenten Namen Tectum posterius (cranii primordialis) belegen will. Damit ist bezüglich der Zugehörigkeit des Tectum zu einer bestimmten Region nichts präjudicirt, einer Frage, die im zweiten Theil nähere Erörterung finden soll.

Der Knorpelcharakter ist in den lateralen Partien der Spange eher etwas deutlicher als in den dorsalen, mehr medial gelegenen; ob selbständige Knorpelcentra vorhanden sind, muss ich dahingestellt sein lassen, jedenfalls sind solche in den mit Karmin gefärbten Schnitten nicht abgrenzbar.

Prächordaler Schädelabschnitt. Auch im prächordalen Schädelabschnitt sind auf diesem Stadium mehrere isolirte Verknorpelungscentra nachweisbar. Es sind: 1) jederseits ein basales neben der Hypophysis cerebri; 2) vor diesen ein basales unpaares, das sich rostralwärts in die Anlage des Septum nasi ausdehnt; 3) jederseits ein laterales am Lateralumfang des Gehirns; 4) und 5) jederseits ein dorso-laterales und ein caudales in der Umgebung der Nasenhöhle. Von diesen gehören No. 1 und 3 der Orbitotemporalregion, No. 4 und 5 der Ethmoidalregion des werdenden Craniums an; No. 2 erscheint bei *Echidna* ebenfalls ausschliesslich der Ethmoidalregion angehörig, bildet aber, wie ein Vergleich zeigt, bei anderen Säugern auch den vorderen Theil der Orbitotemporalregion. Genauer wird dies im zweiten Theile erörtert werden; einstweilen schildere ich hier, wie in den folgenden Stadien, den aus No. 2 hervorgehenden Schädelabschnitt als zur Ethmoidalregion gehörig.

Orbitotemporalregion. Unter Berücksichtigung des eben Gesagten sind in der Orbitotemporalregion auf dem vorliegenden Stadium jederseits zwei Knorpelgebiete unterscheidbar, ein basales und ein laterales. Das basale (Taf. LXVIII, Fig. 2) liegt an der Basis neben der Mittellinie, lateral von der Hypophysis cerebri und von dem oberen Abschnitt des Hypophysenganges, der jetzt noch nachweisbar ist. (Der Gang erhält in seinem obersten Theil, der sich an die Hypophyse selbst anschliesst, noch ein Lumen, weiter abwärts wird er nur durch einen soliden Zellstrang repräsentirt. Bis zum Mundhöhlenepithel ist er nicht mehr verfolgbar, er hat sich also von diesem schon gänzlich abgeschnürt und ist hier zu Grunde gegangen.) Allen topographischen Beziehungen nach entspricht diese basale Skeletanlage der Trabekel der niederen Vertebraten, und ich werde sie daher mit diesem Namen bezeichnen, wenn auch ihre Form nicht gerade die eines Balkens ist. Die dicke, auf dem Horizontalschnitt rundliche Hauptmasse der Balkenanlage (siehe auch Fig. 38 auf Taf. VI der Arbeit von Alexander) liegt lateral vom Hypophysenstiel und somit unterhalb des Seitenabschnittes des Hypophysenkörpers; dorsalwärts nimmt die Anlage die Form einer dünnen Platte an, die neben dem Hypophysenkörper liegt, diesem ihre mediale Fläche zukehrend (Taf. LXVIII, Fig. 2). Ihr oberer Rand zieht sich in einen Fortsatz aus, der rostral- und dorsalwärts gerichtet ist. Auf der rechten Seite ist er in der vorliegenden Serie nur kurz und endet, ohne das ventral-caudale Ende der Taenia clino-orbitalis zu erreichen, linkerseits hängt er bereits mit dieser zusammen. (Ueber die Taenia clino-orbitalis wird unten bei der Ala orbitalis gehandelt.) Vom ventralen Theil der Balkenanlage tritt ein kurzer Fortsatz ventral- und etwas lateralwärts: die erste Anlage der

Ala temporalis (Taf. LXVIII, Fig. 1). An seinem medialen Umfang zieht der R. anterior des N. facialis (N. palatinus s. petroso-superficialis major) nach vorn.

Der Balken nebst der Ala temporalis ist von dem Vorderrande der Basalplatte und dem diese fortsetzenden vorderen Umfang der Pars cochlearis capsulae auditivae durch eine schmale Zone nicht verknorpelten Gewebes getrennt, in dem die A. carotis interna aufsteigt (Taf. LXVIII, Fig. 1). Die Arterie tritt dann vom hinteren Rande der Balkenanlage weiter aufsteigend an die mediale Fläche derselben, womit sie dann zugleich an den lateralen Umfang der Hypophysis gelangt (Taf. LXVIII, Fig. 2); von hier weiter aufwärts an das Gehirn. Die beiderseitigen Balkenanlagen werden in ihren oberen Partien durch die Hypophyse und das dieselbe umgebende (peripituitare) Bindegewebe getrennt (in das auch die Carotiden eintreten); unterhalb der Hypophyse wird die Trennung nur durch eine schmale mediane Gewebszone hergestellt, in der der Hypophysengang liegt.

Vor letzterem (also unterhalb der Hypophyse selbst) zeigt diese mediane Gewebsmasse an einer beschränkten Stelle bereits den Beginn der knorpeligen Differenzirung: d. h. den Beginn der knorpeligen Verschmelzung beider Balkenanlagen. In dem peripituitaren Gewebe endet, dem hinteren Umfang der Hypophysis eng angeschmiegt, mit einem dorsalwärts gebogenen Ende die Chorda dorsalis.

In sagittaler Richtung ist die Ausdehnung der Balken sehr gering; in der von ihnen gebildeten Grube ruht nur die Hypophysis cerebri. Vorn schliesst sich an die vereinigten Balken verdichtetes, aber noch nicht verknorpeltes Gewebe an, das die caudalen Abschnitte beider Nasensäcke umgiebt und sich in die bindegewebige Scheidewand zwischen beiden als Anlage des knorpeligen Septums fortsetzt (Taf. LXVIII, Fig. 1). Genauer wird dasselbe bei der Ethmoidalregion geschildert werden.

Das laterale Knorpelgebiet der Orbitotemporalregion, das auf diesem Stadium bereits vorhanden ist, stellt die Ala orbitis dar. Dieselbe bildet in der Hauptsache eine vertical stehende Platte, die oberhalb des Auges am lateralen Umfang des Gehirns liegt, dem letzteren ihre mediale Fläche zukehrend (Taf. LXVIII, Fig. 4). Infolge der zur Zeit noch bestehenden sehr starken Scheitelkrümmung liegt der vordere Theil der Platte lateral von der Grosshirnhemisphäre, der hintere Theil lateral vom Mesencephalon und vom Ganglion trigemini, während die mittlere ausgedehnteste Partie der Platte lateral von dem lockeren Gewebe liegt, das den Zwischenraum zwischen den genannten Gehirntheilen ausfüllt und sich medialwärts in das Mittelhirnpolster fortsetzt. Was ich mit diesem letzteren Namen bezeichne, wurde oben (p. 544) gesagt. Die Platte geht an ihrem ventralen Rande in einen Stiel über, der vor dem Ganglion trigemini liegt und sich noch in einen unbedeutenden kurzen, nach vorn und medialwärts vorspringenden Höcker, sowie in eine längere dünne, nach hinten gerichtete Spange fortsetzt. Ersterer ist die erste Andeutung der Radix anterior alae orbitalis, sie ragt in das Bildungsgewebe am dorso-lateralen Umfang des hintersten Abschnittes der Nasenhöhle vor. Die dünne Spange ist die Taenia clino-orbitalis; dieselbe (Taf. LXVIII, Fig. 3) zieht vor dem Ganglion trigemini ventral-, caudal- und medialwärts gegen den Lateralumfang der Hypophysis cerebri und gegen den Fortsatz hin, der sich von der Balkenanlage aus erhebt. Auf der rechten Seite endet sie in der vorliegenden Serie, ohne den genannten Fortsatz zu erreichen, vor dem medialen Umfang des Trigeminusganglions; auf der linken Seite ist bereits Vereinigung der beiden genannten Knorpelfortsätze erfolgt. Die Spange liegt caudal und dorsal von dem Seitendivertikel des Recessus opticus; der Augenstiel, der dies Divertikel fortsetzt, zieht ventral von ihr lateralwärts. Ebenso verläuft der Oculomotorius ventral von der Taenia clino-orbitalis nach aussen.

Die Ala orbitalis mit ihrer ventralen Fortsetzung steht sonst zur Zeit noch mit keinem anderen Abschnitt des Chondrocranium in Knorpelverbindung. Ihr Vorderrand ist gegen die Nasenkapsel, ihr Hinterrand gegen die Supracapsularplatte gerichtet. Mit letzterer ist sie durch einen Zug verdichteten,

aber noch nicht verknorpelten Gewebes verbunden (Taf. LXVIII, Fig. 4); auch vorn schliesst sich verdichtetes Gewebe an sie an, das in das Dach der Nasenkapsel übergeht.

Die Anlage der Ala orbitalis bildet zur Zeit noch eine sehr unvollkommene seitliche Begrenzung des Cavum cranii. Vervollkommnet wird die letztere durch eine dünne Schicht verdichteten Bindegewebes, die sich auch über den Dorsalumfang des Gehirnes fortsetzt und hier eine häutige Schädeldecke bildet. Sie geht hinten in die Anlage des Tectum posterius, vorn in das Dach der Nasenkapsel über.

Ethmoidalregion. Der Fortschritt, den die Ethmoidalregion jetzt gegenüber den früheren Stadien zeigt, ist sehr beträchtlich. Die Nasenhöhlen selbst haben, wie Seydel ausführlich dargestellt hat, wesentliche Veränderungen erfahren, unter denen die stärkere Annäherung an die Mittellinie und die damit verbundene Verschmälerung des („häutigen") Septums, ferner die Verlängerung der Aperturae nasales internae und dem entsprechend der oralen Fläche der Nasenscheidewand wohl die wichtigsten sind. Der hintere Abschnitt der Nasenhöhle liegt ventral von dem vordersten Theil des Gehirnes und kann so als Pars subcerebralis der grösseren Pars praecerebralis gegenübergestellt werden. Das die Nasenhöhlen umgebende embryonale Bindegewebe hat sich jetzt fast überall deutlich in zwei Schichten differenzirt, eine innere, dem Nasensack anliegende lockere, und eine äussere verdichtete: die Anlage der Nasenkapsel. Beide mögen zusammen als perirhinisches Gewebe bezeichnet werden, analog dem „periotischen" Gewebe in der Umgebung des Labyrinthorganes. Die skeletbildende Schicht zeigt an einigen Stellen bereits den Beginn der Verknorpelung, an anderen besteht sie nur erst aus Massen dicht gehäuft liegender rundlicher Kerne mit sehr schmalen hellen Zwischenzonen, an noch anderen liegen die Kerne erheblich lockerer. Die knorpelige Differenzirung ist in den mehr caudalen Bezirken weiter vorgeschritten, als in den vorderen; in den vordersten ist sie noch ganz zurück, und auch das perirhinische Gewebe hat sich hier von dem Gewebe der Umgebung noch nicht scharf abgesetzt.

Die Anlage des primordialen Nasenskeletes ist deutlich am caudalen, dorsalen und lateralen Umfang eines jeden Nasensackes sowie in der Scheidewand zwischen beiden Nasenhöhlen. In den genannten Gebieten sind auch schon die ersten Anfänge der Verknorpelung erkennbar.

Was zunächst die Verhältnisse am caudalen Umfang anlangt, so findet sich hier eine beträchtliche Masse perirhinischen Gewebes, in die beiden oben erwähnten Schichten gesondert. Da sich die Nasensäcke sehr weit, bis nahe an die Schädelbalken (die Hypophyse) heran unter den vordersten Theil des Gehirnes caudalwärts ausdehnen, so schliessen sich die ventralen Partien des skeletbildenden perirhinischen Gewebes am caudalen Nasenumfang unmittelbar an die vereinigten Balken an, und dasselbe gilt von den ventralen Partien des Gewebes, das innerhalb der bindegewebigen Nasenscheidewand die Anlage des Knorpelseptums bildet (Taf. LXVIII, Fig. 1). Da aber weiterhin die hinteren Abschnitte der Nasensäcke eine Höhe besitzen, die viel beträchtlicher ist, als die Dicke der Balken, so stösst jenes Gewebe an ihrem Caudalumfang auch nur ventral direct an die Balken an, während es oberhalb der letzteren den hinteren Umfang der Nasensäcke in Form einer verdichteten Gewebsplatte bekleidet, die zugleich den nach vorn hin aufsteigenden Boden für den vordersten Theil des Zwischenhirns und die Hemisphären bildet (Taf. LXVIII, Fig. 2). Ich will diese Platte als Lamina infracribrosa bezeichnen. Vom caudalen Umfang der Nasensäcke aus geht dann diese verdichtete Gewebsplatte auf den dorsalen Umfang derselben über und bildet hier über dem hintersten Theil der Nasensäcke die mehr horizontal gelagerte Anlage der Lamina cribrosa, der die Lobi olfactorii aufliegen, und die von den in mehrere Aeste aufgelösten Riechnerven durchsetzt wird (Taf. LXVIII, Fig. 3). Was die Lamina infracribrosa betrifft, so wird ihre Bedeutung im zweiten Theil erörtert werden; hier sei nur bemerkt, dass ich mich vergeblich bemüht habe, in ihr eine Zusammensetzung aus zwei Schichten, einer dem Gehirn zugekehrten als Anlage des vordersten Schädelboden-

Abschnittes, und einer dem Nasensack zugekehrten als Anlage der Nasenkapsel-Hinterwand, nachzuweisen: eine solche Zerlegung ist nicht möglich, die Platte erscheint einheitlich, dabei ziemlich dünn und jedenfalls mehr als Anlage der Nasenkapsel-Hinterwand, d. h. als Theil des perirhinischen Gewebes, wie als Anlage einer Schädelbasis. An ihre Vorderfläche stösst denn auch in der Mittellinie die Anlage des Septums an, und lateral geht sie in den Theil des perirhinischen Gewebes über, der die Anlage der lateralen Wand der Nasenkapsel bildet. In das Gewebe an dieser Uebergangsstelle ragt vorn-oben, neben den Rami olfactorii, die Radix anterior der Ala orbitalis von oben und seitlich her hinein (siehe Orbitotemporalregion).

Im Gebiet der Lamina infracribrosa ist eine Verknorpelung bisher nicht vorhanden, wohl aber findet sich jederseits ein Knorpelherd in dem unteren Theil des caudalen perirhinischen Gewebes, der an die Balken anstösst. Dieser Herd — er mag Caudalplatte heissen — setzt sich vom caudalen Umfang des Nasensackes aus eine Strecke weit auf den lateralen Umfang fort und nimmt hier die ventrale Randpartie der Anlage der Kapselseitenwand ein.

Auch an den ventralen Umfang des Nasensackes (in die Lamina terminalis oder Schlussplatte, siehe SEYDEL, Taf. XV, Fig. 7a und b) setzt sich etwas verdichtetes Gewebe im Anschluss an die caudalen Massen fort und bildet hier einen in sagittaler Richtung noch sehr schmalen Boden unter dem hintersten Ende der Nasenhöhle. Dieses Bodengewebe (die Anlage der Lamina transversalis posterior) stösst medial an das Septum an, ist aber von diesem, das sich hier schon im Beginn der Verknorpelung befindet, scharf unterschieden und biegt am Septum aufwärts in das Gewebe auf der Lateralfläche desselben um. Lateral geht es in die Anlage der seitlichen Nasenkapselwand über.

Die Anlage des Knorpelseptums wird innerhalb der „häutigen" Scheidewand zwischen beiden Nasenhöhlen durch eine mediane verdichtete Gewebsmasse hergestellt, die sich nach beiden Seiten hin deutlich begrenzt und hinten in die Anlage der caudalen Nasenwand (d. h. die dicke Gewebsmasse vor den Balken und die Lamina infracribrosa) übergeht (Taf. LXVIII, Fig. 1 u. 2). Ihre dorsalen Partien, namentlich im hinteren Abschnitt, sind noch sehr dünn und in der Differenzirung sehr zurück, die ventralen sind dicker, und in ihnen zeigt schon ein Gebiet das hellere Aussehen, das in den Karminpräparaten auf den ersten Beginn der Ablagerung von Knorpelgrundsubstanz hindeutet. Allerdings liegen auch hier die Kerne noch sehr dicht zusammen, so dass man noch erst von sehr jungem Knorpel sprechen kann. Am deutlichsten ist dieser Knorpelherd in dem caudal-ventralen Gebiet der Septumanlage, das sich an die Trabekel anschliesst, doch ist er den letzteren gegenüber selbständig. Rostralwärts ist er bis in das Gebiet zwischen beiden Aperturae nasales externae verfolgbar, sein vorderster Theil erscheint auf dem Querschnitt rundlich (Textfig. 7, 8, 9). Sein ventraler Rand ist durchweg frei, auch in dem hinteren Abschnitt dicht vor der caudalen Wand, wo in den unteren Rand des häutigen Septums die Lamina terminalis übergeht. Die Skeletanlagen dieser beiden zuletzt genannten Theile gehen nicht einfach in einander über: das in der Verknorpelung begriffene Septum hört mit scharfem Rande auf, und die in der Lamina terminalis gelegene noch nicht verknorpelnde Anlage der Lamina transversalis posterior biegt neben dem Septum dorsalwärts an die laterale Fläche des Septums um.

Den deutlichsten Knorpelcharakter zeigen auf dem vorliegenden Stadium schon gewisse Partien des Daches und der Lateralwand der Kapselanlage auf jeder Seite. Was zunächst das Dach anlangt, so geht aus den von SEYDEL angefertigten Modellen (SEYDEL, 1899, Taf. XV, Fig. 7a u. b) hervor, dass an ihm zwei Abschnitte zu unterscheiden sind, ein hinterer kürzerer, der horizontal verläuft, und ein vorderer viel längerer, der nach vorn hin beträchtlich abfällt. Ueber dem kürzeren hinteren Abschnitt liegt der vorderste Theil des Gehirnes (Hemisphärenhirn und Lobi olfactorii); hier findet sich als dorsaler Abschluss über der Nasenhöhle eine etwas verdichtete Bindegewebsschicht, die von den Nn. olfactorii durchbohrt wird,

hinten in das Gewebe am caudalen, lateral in das am seitlichen Umfang der Nasenhöhle, und rostralwärts in das des vorderen Deckenabschnittes übergeht. In dieser hinteren Deckenplatte, die die Anlage der Lamina cribrosa darstellt, ist keine Spur von Verknorpelung zu constatiren. Anders mit dem längeren vorderen Abschnitt der Decke. Hier liegt jederseits eine bereits deutlich verknorpelte Platte — ich will sie als Lateralplatte bezeichnen — die hinten vor den Nn. olfactorii beginnt und von hier nach vorn zieht, jedoch noch nicht bis zum vorderen Ende des Nasensackes reicht, sondern erheblich weiter hinten aufhört. Medianwärts gehen beide Lateralplatten in noch unverknorpeltes Gewebe über, das sich in die Septalanlage fortsetzt (Taf. LXVIII, Fig. 1). Vom Dach aus setzt sich die Verknorpelung eine kurze Strecke weit auf die mittlere Partie der Seitenwand fort.

Kurz ist hier noch des R. ophthalmicus des Trigeminus zu gedenken. Derselbe steigt lateral neben der Anlage der Nasenkapselseitenwand schräg nach vorn hin auf (Taf. LXVIII, Fig. 2) und wendet sich in der Höhe des dorsalen Umfanges der Nasenhöhle mehr medialwärts. So tritt er vor der Radix anterior der Ala orbitalis in den Raum, der über der Lamina cribrosa liegt und die Lobi olfactorii enthält. Nach Abgabe eines R. medialis nasi, der vor den Olfactoriusästen gegen das Septum hin verläuft, tritt seine Hauptfortsetzung als R. lateralis nasi direct weiter nach vorn und durchbricht die Anlage der Nasenkapsel auf der Grenze zwischen Dach und Seitenwand, um dann auf der Aussenfläche der letzteren weiter nach vorn zu ziehen.

Durch besondere Dichtigkeit ist endlich das Bindegewebe am primären Boden der Nasenhöhle (vorn, vor der Apertura nasalis interna) ausgezeichnet; es lässt jederseits an zwei Stellen die ersten Spuren einer Aufhellung erkennen.

Visceralskelet. Sehr in die Augen fallend sind die Veränderungen, die die visceralen Skelettheile auf diesem Stadium gegenüber dem früheren zeigen.

Im Mandibularbogen ist nun eine Sonderung der vorher gleichförmigen Blastemmassen erfolgt, und der MECKEL'sche Knorpel ist schon in beträchtlicher Ausdehnung wirklich als rundlicher Knorpel-

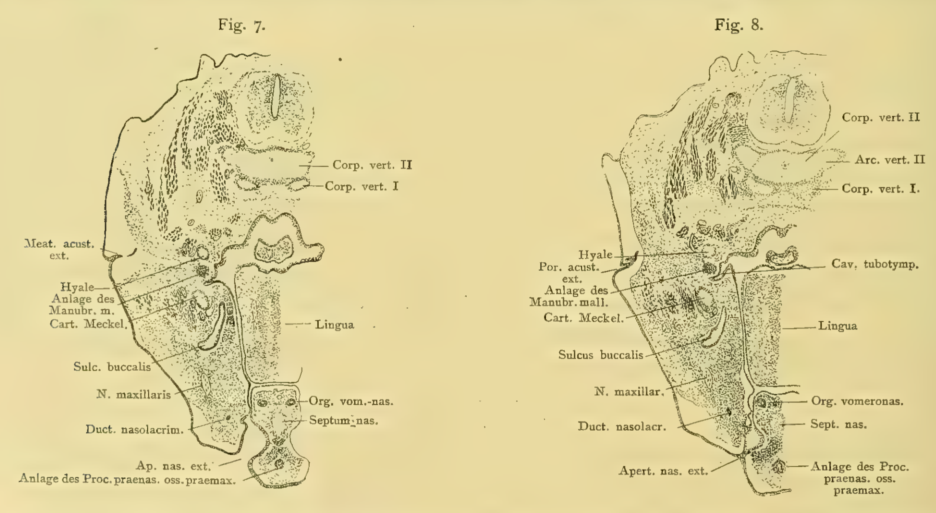


Fig. 7. Stadium 44. Objecttr. 4, Reihe 2, Schnitt 5. Vergr. 20:1. Der Schnitt zeigt die Topographie des MECKEL'schen Knorpels, des Manubrium mallei und der hyalen Skeletspange zu einander sowie zur Anlage des tubotympanalen Raumes und des äusseren Gehörganges.

Fig. 8. Stadium 44. Objecttr. 4, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. 20:1. Etwas höher dorsal als der vorige Schnitt.

stab vorhanden (Textfig. 7, 8, 9). Der Knorpel zeigt in den proximalen (dorsal-caudalen) Partien älteren Charakter als in dem distalen Abschnitt. Die beiderseitigen MECKEL'schen Knorpel convergiren nach vorn hin (Textfig. 10), erreichen sich jedoch noch nicht, sondern enden in dunklen Blastemmassen, die in ihrem Inneren erst eine schwache Aufhellung als Beginn der Knorpelbildung zeigen. Letztere deutet die Entstehung des vordersten Endes des MECKEL'schen Knorpels an, das sich somit von vorn herein aus der allgemeinen Blastemmasse knorpelig herausdifferenzirt, ohne dass erst eine besondere Concentration der zelligen Anlage vorhergeht. Proximalwärts ist der Knorpelstab in ziemlich gleicher Dicke aufsteigend zu verfolgen bis zu der vorderen-oberen Ecke des tubotympanalen Raumes. Hier verjüngt er sich und setzt sich so lateral von dieser Ecke noch etwas weiter caudalwärts fort. Alsdann geht er in eine verdichtete Blastemmasse über, die von der Umgebung gut abgesetzt ist, aussen von der oberen Spitze des tubo-tympanalen Raumes liegt und hier durch die hinter ihr verlaufende Chorda tympani von dem oberen Ende der hyalen Skeletspange getrennt wird (Textfig. 9). Unterhalb der Chorda setzt sich diese Blastemmasse dann an der lateralen Wand des tubotympanalen Raumes ventralwärts und zugleich medialwärts gerichtet eine Strecke weit fort, bis gegen ihr ventrales Ende hin deutlich von der Umgebung sich abhebend (Textfig. 7, 8). Dieser Blastemstrang stellt die Anlage des Manubrium mallei dar, die sich somit durchaus an das proximale Ende des MECKEL'schen Knorpels (aus dem später das Caput mallei hervorgeht) anschliesst, und in die, wie gesagt, sich jetzt schon vom MECKELschen Knorpel aus die Verknorpelung hineinerstreckt. Oberhalb der Wurzel des Manubrium stösst an die dichte Blastemmasse, in die das proximale Ende des MECKEL'schen Knorpels übergeht, von medial her (vor der dorsalen Spitze des tubotympanalen Raumes) der M. tensor tympani an.

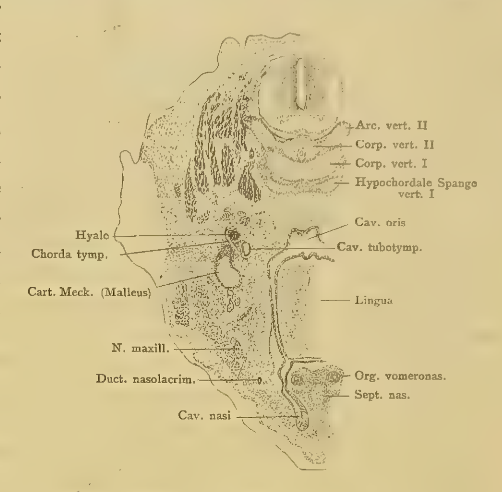


Fig. 9. Stadium 44. Objecttr. 4, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 20:1. Noch weiter dorsal als Fig. 8. Uebergang des MECKEL'schen Knorpels in das Manubrium.

Von Wichtigkeit ist die Topographie der Anlage des Manubrium zum tubotympanalen Raum, mit Rücksicht auf die Frage, ob sie noch im Gebiet des Mandibularbogens liegt, oder, wie von manchen Seiten für andere Säugerformen angegeben wird, zu dem des Zungenbeinbogens gehört. Die Anlage des Manubrium liegt aussen von der lateralen Wand des tubotympanalen Raumes und buchtet diese medialwärts vor. Die Schnitte, die ungefähr Horizontalschnitte sind, zeigen somit rostral wie caudal von der Blastemmasse, die die Anlage des Manubrium enthält, einen lateralwärts vordringenden Recessus des tubotympanalen Raumes (Textfig. 7). Ein Vergleich mit dem Stadium 42 lässt nun, wie ich meine, kaum einen Zweifel daran, dass der hintere kürzere dieser Recessus einen Rest des ursprünglichen lateralen Abschnittes der ersten Schlundtasche darstellt und somit noch die ursprüngliche gegen die erste äussere Schlundfurche gehende Richtung der Tasche anzeigt, während der vordere Recessus, der sich in beträchtlicherer Ausdehnung cranial von der Manubriumanlage lateralwärts erstreckt, den jetzt stärker ausgedehnten „vorderen Recessus" darstellt (vergl. die Schilderung auf p. 550). Ist das richtig, so ist aber auch klar, dass das Manubrium im Gebiet des Mandibularbogens liegt, dessen Grenze gegen den Hyalbogen ja natürlich durch die erste Schlundspalte in ihrem ursprünglichen Verhalten bestimmt wird.

Wie schon gesagt, schliessen Stadium 44 und Stadium 42 nicht unmittelbar an einander an, aber andererseits ist der Abstand auch wieder nicht so gross, dass die Annahme weitgehender Umgestaltungen des tubotympanalen Raumes in der Zwischenzeit sehr wahrscheinlich wäre.

Ausser zu dem tubotympanalen Raum zeigt die Anlage des Manubrium jetzt auch schon eine wichtige Beziehung zu dem äusseren Gehörgang. Leider ist der Erhaltungszustand des Embryo in dieser Gegend nicht tadellos, aber es kann wohl keine Frage sein, dass die in den Textfigg. 7 und 8 von der Seitenfläche des Kopfes ausgehende tiefe Einsenkung der Anlage des äusseren Gehörganges entspricht. Das Epithel hat sich aus ihr herausgezogen; nach dem Aussehen der Schnitte zu urtheilen, füllte es die Einsenkung ganz aus, d. h. es bestand nicht ein hohler Gang, sondern ein solider Zellstrang. Wie sich seine Abgangsstelle vom Ektoderm zu der ursprünglichen ersten Schlundfurche verhält, vermochte ich mangels der geeigneten Stadien nicht festzustellen; dass diese Abgangsstelle aber sehr weit ventral liegt, wie überhaupt der ganze Gang eine sehr ventrale Lage besitzt, war leicht erkennbar. Der ventrale Theil des Manubrium ist in die nicht sehr dicke Substanzmasse eingelagert, die zwischen dem Grunde des äusseren Gehörganges und der lateralen Wand des tubotympanalen Raumes liegt.

Die noch ganz formlose, aber stark verdichtete und daher dunkel gefärbte Blastemmasse, in die das proximale Ende des MECKEL'schen Knorpels übergeht, und die sich ventralwärts als Anlage des Manubrium mallei fortsetzt, dehnt sich auch in dorsaler Richtung weiter aus gegen die jetzt bereits in Verknorpelung begriffene Crista parotica der Ohrkapsel. Hier, ventral von der Crista, geht auch das lateral-ventrale Ende der Stapesanlage in sie über (oberhalb des tubotympanalen Raumes). Die Anlage des Ambosses ist aus der geschilderten Blastemmasse noch nicht herausdifferenzirt.

Die Anlage des Stapes ist jetzt gegen früher deutlicher geworden und schärfer begrenzt, im Innern zeigt sie sogar schon eine Aufhellung, d. h. sie befindet sich im Beginn der Verknorpelung (Taf. LXVIII, Fig. 1). Sie liegt als kurzes, auf dem Querschnitt rundliches Stäbchen innerhalb der Gewebsmasse, die sich lateral von der Pars inferior labyrinthi findet, dorsalwärts an den Ventralumfang der in Verknorpelung befindlichen Pars superior der Ohrkapsel (Wand des Cavum semicirculare laterale) anstösst und lateral durch die ventralwärts vorspringende Crista parotica begrenzt wird (s. p. 568). In diesem Gewebe also, das von dem Anfangstheil des N. facialis und von der V. capitis lateralis durchsetzt wird, liegt die Stapesanlage hart am medialen Umfang des N. facialis; mit ihrem ventralen, lateralwärts gerichteten Ende geht sie unterhalb des genannten Nerven in die dichte Blastemmasse über, die mit dem proximalen Ende des MECKEL-schen Knorpels zusammenhängt, und aus der sich die Anlage des Ambosses noch nicht herausdifferenzirt hat. Medialwärts stösst, wie gesagt, die Blastemmasse, in der die Stapesanlage liegt, an die laterale Wand der Pars inferior labyrinthi an und buchtet diese Wand entsprechend dem Gebiet des späteren Sacculus medialwärts vor. Eine Verknorpelung zeigt aber das periotische Blastem in dieser Gegend noch nicht; die Verknorpelung des Stapes geht also der der Pars inferior labyrinthi voraus, der Stapes setzt sich dadurch scharf von dem übrigen Blastem ab. Die Dicke der Blastemschicht und der epithelialen Wand des Sacculus ist recht beträchtlich.

Hyobranchialskelet. Die Anlagen des Hyale, Branchiale I und der Copula, die auf dem vorigen Stadium den Charakter eines zelligen Blastems besassen, sind nun beträchtlich herangewachsen, haben ihre Form verändert und sind zudem in grosser Ausdehnung verknorpelt. Was die formale Ausgestaltung anlangt, so hat sich aus dem früher erwähnten copularen Verbindungsstreifen der hyalen und der ersten branchialen Blastemspangen jetzt ein besonderer Körper-Abschnitt gebildet, der sich deutlich gegen die lateralen Spangenabschnitte absetzt. Letztere können somit jetzt schon als Hörner bezeichnet werden; unter Zugrundelegung der von mir früher vorgeschlagenen Nomenclatur unterscheide ich jederseits ein

Cornu hyale und ein Cornu branchiale primum, die aus der hyalen und der ersten branchialen Skeletspange hervorgegangen sind. Das Corpus hyoidei (Textfig. 10) stellt einen länglich-rechteckigen quer gelagerten, in dorso-ventraler Richtung abgeflachten Knorpelbalken dar, dessen beide lateralen Enden ein wenig ventralwärts gebogen sind. An diese beiden Enden stossen von vorn her die Cornua hyalia an. An jedem derselben lassen sich die schon früher genannten drei durch die Verlaufsrichtung unterschiedenen Abschnitte feststellen: der vom Corpus aus in einem rostralwärts convexen Bogen aufsteigende, kurze untere Abschnitt, dann ein nach lateralwärts umbiegender horizontaler mittlerer und endlich

Fig. 10.

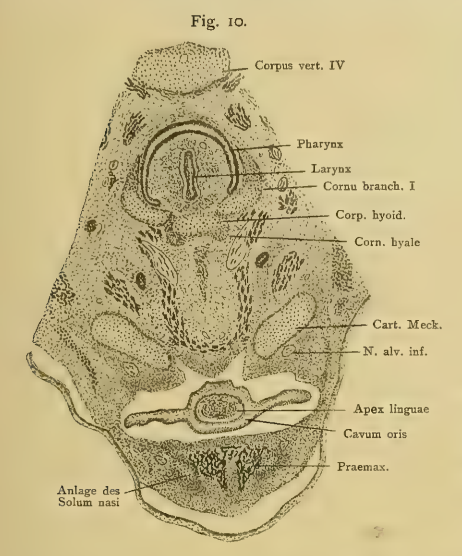


Fig. 11.

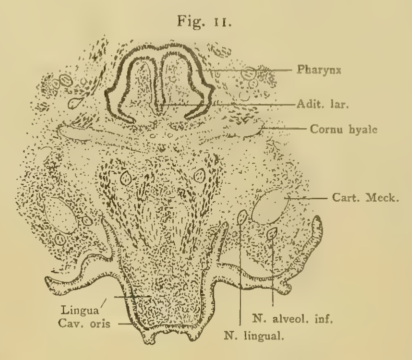


Fig. 10. Stadium 44. Objecttr. 4, Reihe 6, Schnitt 6. Vergr. 30:1. Der Schnitt geht durch den Körper des 4. Wirbels, die Anlage des Zungenbeins, die MECKEL'schen Knorpel und die Praemaxillaria. (Das Epithel der Mundhöhle hat sich von den Wandungen der letzteren sowie von der Zungenspitze zurückgezogen.)

Fig. 11. Stadium 44. Objecttr. 4, Reihe 4, Schnitt 4. Vergr. 30:1. Schnitt durch Zunge, MECKEL'sche Knorpel, Cornua hyalia des Zungenbeins, Pharynx, Larynx.

der wieder dorsalwärts aufsteigende obere Abschnitt, der der längste von allen dreien ist. Der letztere, sowie die laterale Hälfte des mittleren Abschnittes sind bereits gut verknorpelt, wohingegen die mediale Hälfte des mittleren und der ganze untere Abschnitt sich noch auf dem Zustand eines dichtzelligen Blastems befinden (Textfig. 10, 11). Gegen das bereits verknorpelte Corpus setzt sich der Zellstrang des Hyale deutlich ab, indessen besteht keine ganz scharfe Grenze, sondern ein allmählicher Uebergang in das Knorpelgewebe. Der obere Abschnitt des Cornu hyale steigt als drehrunder Knorpelstab caudal-lateral von der äusseren Kante der ersten Schlundtasche dorsalwärts, zugleich vor und medial von dem Facialis gelegen. Etwas unterhalb des Abganges der Chorda tympani von dem letzteren hört das Knorpelgewebe auf, und es setzt sich nur noch ein verdichteter Zellstrang weiter dorsalwärts fort (Textfig. 7, 8, 9). Auch dieser hört bald auf unterscheidbar zu sein und geht in die etwas verdichtete Gewebsmasse über, die den medialen und vorderen Umfang des Facialis umgiebt und lateral bis zu dem hinteren Ende der Crista parotica sich hinzieht.

Die Cornua branchialia prima stossen an die beiden lateralen Enden des Corpus hyoidei von lateral, dorsal und caudal her an und werden mit ihnen durch schmale Zonen vorknorpeligen Gewebes verbunden. Sie selbst sind in ihren medial-ventralen Partien gut verknorpelt. Vom Corpus aus ist ein jedes Branchialhorn zunächst lateral- und etwas dorsalwärts gerichtet, dann biegt es unter ziemlich scharfem Winkel medial-dorsalwärts an den lateralen Umfang des Pharynx um (Textfig. 10). Dieser hintere Abschnitt

ist in der Verknorpelung noch zurück und erst von geringer Länge. An den ventralen Rand des Cornu branchiale I, etwas hinter dem Umbiegungswinkel, stösst das laterale Ende des ebenfalls schon knorpeligen Branchiale II (Thyreobranchiale I) an, und beide Spangen werden hier durch vorknorpeliges Gewebe unter einander verbunden.

Deckknochen. Auf dem Stadium 44 ist auch bereits ein Deckknochen, das Praemaxillare, aufgetreten. Abgesehen von diesem fehlt aber im Bereiche des Kopfes noch jede Knochenbildung vollständig. Dagegen bildet vielfach das Bindegewebe aussen von den bereits verknorpelten Theilen des Craniums eine besonders dichte Lage, in der, wie ein Vergleich mit späteren Stadien lehrt, in der weiteren Entwickelung Deckknochen auftreten.

Im Speciellen habe ich die Ausdehnung und das sonstige Verhalten dieser Gewebsschicht nicht verfolgt; nur über die Partien, in denen sich später das Squamosum und die Mandibula bilden, mögen einige Angaben gemacht sein. Auf den Horizontalschnitten, die durch die Crista parotica gehen, fällt eine dichte Gewebsmasse auf, die eine von medial nach lateral abgeflachte, sagittal gestellte Platte darstellt. Ihre hintere Randpartie liegt aussen von der Crista parotica und ist dieser eng benachbart; in der Hauptsache aber liegt die Gewebsplatte in dem Gebiet vor der Ohrkapsel und erstreckt sich hier ohne Beziehungen zum Knorpelschädel unterhalb des Auges nach vorn, um in die dichte Gewebsschicht am lateralen Umfang der Nasenhöhle überzugehen. Wie ein Vergleich mit älteren Stadien lehrt, treten in dieser Gewebsmasse später das Squamosum (hinten) und das Maxillare (vorn) auf. Zu dem MECKEL'schen Knorpel steht die Masse in keiner Beziehung. Histologisch erscheint sie als bestehend aus ziemlich grossen blassen Kernen, die theils rundlich, theils länglich gestaltet sind und lockerer stehen, als das etwa in „Chondroblastemen" der Fall zu sein pflegt. — Das Gewebe, das den MECKEL'schen Knorpel umgiebt, zeigt am lateralen Umfang desselben eine grössere Dichte als medial, in einer Dicke, die etwa der des Knorpels selbst entspricht. Gegen das proximale Ende des Knorpels hin entfernt sich die Schicht von letzterem etwas mehr, steigt auf, hört aber dann auf, unterscheidbar zu sein, und verliert sich in dem Gewebe, das medial von der oben geschilderten Gewebsplatte liegt und mit dieser natürlich zusammenhängt. Die Schicht am lateralen Umfang des MECKEL'schen Knorpels ist das Bildungslager der Mandibula; irgend ein besonderer innigerer Zusammenhang mit dem MECKEL'schen Knorpel besteht nicht.

Praemaxillare. Durch SEYDEL (1899) ist bereits bekannt, dass das Praemaxillare von allen Deckknochen zuerst auftritt, und dass diese frühe Entwickelung zusammenhängt mit der ihm zukommenden Aufgabe, dem Eizahn zur Stütze zu dienen. Stadium 44 zeigt, wie SEYDEL ausführlich beschrieben hat, den Eizahn bereits in Form eines Hartsubstanzkegels, dessen Basis continuirlich in die Anlagen der Praemaxillaria übergeht. Die letzteren liegen am Dach des vordersten Theiles der Mundhöhle über dem Epithel, ventral vom vordersten Abschnitt der Nasenhöhlen, denen, wie geschildert, auf diesem Stadium ein knorpeliger Boden noch fehlt, so dass nur ein sehr dichtes mesodermales Zelllager, in dem die ersten Spuren der Verknorpelung sichtbar sind, die Knochen von den Nasensäcken trennt (Textfig. 10). Die Anlage eines jeden Praemaxillare bildet ein spongiöses Gerüstwerk von Knochenbälkchen (SEYDEL), das in seiner Gesammtheit ein Plättchen von rechtwinklig-dreieckiger Form darstellt. Die Spitze des Dreiecks ist vorwärts gerichtet, die längere Kathete wird durch die mediale, nahe der Mittellinie von vorn nach hinten verlaufende Seite dargestellt, die kleinere durch die hintere quer verlaufende Seite; die Hypotenuse verläuft schräg von vorn-innen nach

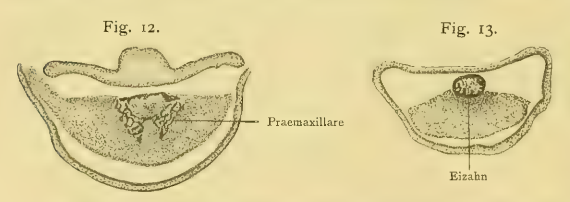


Fig. 12. Stadium 44, Objecttr. 4, Reihe 7, Schnitt 4. Vergr. 30:1. Schnitt durch die Schnauzenspitze mit den Praemaxillaria, etwas ventral und rostral von Fig. 11. Verbindung beider Praemaxillaria durch eine vordere und eine hintere Knochenspange.

Fig. 13. Stadium 44, Objecttr. 4, Reihe 8, Schnitt 6. Vergr. 30:1. Schnitt durch den Eizahn, ventral und rostral von Fig. 12. Lässt den Uebergang der Praemaxillaria und ihrer Verbindungsspangen in den Eizahn erkennen.

hinten-aussen. An die hinteren medialen Abschnitte dieser Platten schliesst sich continuirlich der Hartsubstanzkegel des Eizahnes an.

Die medianwärts gerichteten Seiten setzen sich (Textfig. 10) durch ein Gerüstwerk aus Knochenbälkchen unter einander in Verbindung, von denen weiter ventralwärts nur eine vordere und eine hintere dünne Spange übrig bleiben (Textfig. 12). Die erstere ist dem Epithel des Kieferrandes direct angelagert und nach vorn leicht concav gebogen, die vordere kehrt ihre Concavität nach hinten. Die medialen Seiten beider Praemaxillaria nebst den verbindenden Spangen umschliessen ein mit embryonalem Bindegewebe ausgefülltes Gebiet und setzen sich nach abwärts in den Hartsubstanzkegel des Eizahnes fort (Textfig. 13). Die erwähnte Bindegewebsmasse zwischen den Praemaxillaria geht in die Pulpa des Eizahnes über.

Noch verdient Erwähnung, dass bereits auf diesem Stadium sich in dem Gebiet zwischen beiden Aperturae nasales externae, aber oberflächlicher, in kurzem Abstand von dem Epithel, eine auf dem Querschnitt runde verdichtete Masse mesodermaler Zellen von dem mehr lockeren Mesodermgewebe deutlich abhebt: die Anlage des späteren Proc. praenasalis der Praemaxillaria (Textfig. 7 u. 8).

Beutelembryonen No. 45 und No. 45a.

Bezüglich des allgemeinen Verhaltens dieser beiden Serien bemerkte ich in der früheren Veröffentlichung, dass in Stadium 45a die Knorpelbildung nur wenig weiter vorgeschritten ist als in Stadium 44, während dies in Stadium 45 bereits in wesentlich höherem Maasse der Fall ist. Dagegen sind Erhaltungszustand und Färbung in Ser. 45 weniger gut, so dass manche Einzelheiten schwer oder gar nicht erkennbar sind. Die nachfolgende Schilderung gilt für beide Stadien, wofern nicht direct etwas anderes gesagt ist.

Occipitalregion. Die Occipitalregion zeigt gegenüber dem vorigen Stadium nur unwesentliche Veränderungen. Die Basalplatte, aus gut entwickeltem Knorpel bestehend, schliesst hinten mit einem queren Rande ab, der eine beträchtlichere mediane Einziehung zeigt als früher, da die Condyli occipitales stärker ausgebildet sind. Letztere setzen sich auf die aufsteigenden Seitentheile der Occipitalregion fort. Zwischen dem Hinterrande des Occipitalpfeilers und der Massa lateralis des Atlas liegt eine dünne Schicht Bindegewebe; dass in diesem auf Stadium 45a bereits ein Spaltraum sichtbar ist, wurde schon früher (1907a) erwähnt. Der Occipitalpfeiler stellt wie früher in seiner ventralen Hälfte einen dicken Pfeiler, in seiner dorsalen eine von lateral nach medial abgeflachte Platte dar; an der unteren Hälfte hat eine Dickenzunahme am caudalen Umfang stattgefunden (weitere Ausbildung des Condylus occipitalis!), und demnach ist auch der Querschnitt in longitudinaler Richtung grösser geworden. Zwischen der Hinterwand der Ohrkapsel und dem ventralen Abschnitt des Occipitalpfeilers verlaufen die Nerven (Hypoglossus und Vagusgruppe); oberhalb derselben liegt der Occipitalpfeiler der Ohrkapsel näher an, bleibt aber von ihr durch eine dünne Schicht unverknorpelten Gewebes getrennt. Noch weiter dorsal ist dann aber bereits knorpelige Verschmelzung des Vorderrandes des Occipitalpfeilers mit dem obersten Abschnitt der Ohrkapsel und der Supracapsularplatte eingetreten. Die Gegend der ursprünglichen Grenze zwischen der genannten Platte und dem plattenförmigen Theil des Occipitalpfeilers ist noch auf einer Anzahl der weiter dorsal gelegenen (Horizontal-) Schnitte erkennbar. Gerade medial von dieser Grenzzone steigt der Ductus endolymphaticus dorsalwärts. Schliesslich geht die Knorpelplatte, die den Occipitalpfeiler und die Supracapsularplatte dorsalwärts fortsetzt, in das schmale Tectum posterius über (s. Oticalregion).

Oticalregion. Die Pars otica der Basalplatte zeigt gegen früher keine wesentlichen Veränderungen, doch ist in Stadium 45 der Charakter des Knorpels ein reiferer geworden. Die Verschmälerung zwischen den beiden Ductus cochleares und die hörnerartigen Fortsetzungen der Platte auf den vorderen Umfang der beiden Ductus verhalten sich wie früher. Der Knorpelstreifen, der an der Pars inferior

labyrinthi hinter dem Ganglion acustico-faciale herabwuchs (die Commissura basi-vestibularis), hat sich jetzt mit der Basalplatte vereinigt, das Gleiche gilt von dem jungknorpeligen Boden der Ohrkapsel unter der Pars inferior. Die Chorda dorsalis verhält sich wie früher.

Der Fortschritt, den die Ohrkapsel auf Stadium 45a gemacht hat, besteht darin, dass die Partien, die auf dem vorigen Stadium noch aus ganz jungem Knorpel bestanden, nunmehr in der Differenzirung etwas weiter vorgeschritten sind. Dagegen ist eine Fortsetzung der Knorpelbildung nur in geringem Umfange erfolgt. In etwas höherem Maasse ist das auf Stadium 45 der Fall, auf dem im Uebrigen die Reife des Knorpels ebenfalls noch zugenommen hat. Auf Stadium 45a ist es in der Hauptsache noch wie früher die Pars superior labyrinthi, die von der Knorpelkapsel umgeben wird, während in der Umgebung der Pars inferior das periotische Gewebe zum grossen Theil noch unverknorpelt ist. Supracapsularplatte und laterale Wand der Ohrkapsel sind deutlicher knorpelig, die Massa angularis ist eher noch etwas zurück, und das Gleiche gilt von dem Gewebe, das die Concavitäten der drei Bogengänge ausfüllt; ganz unverknorpelt ist das in der Concavität des lateralen Bogenganges. Gut verknorpelt ist die Crista parotica, etwas weniger das Gewebe am ventralen Umfang des lateralen Bogenganges. Vorder- und Hinterwand haben etwa die gleiche Ausdehnung wie auf dem vorigen Stadium, sind aber deutlicher knorpelig, daher ist auch der nur von Bindegewebe erfüllte Einschnitt an der Hinterwand deutlicher. Ein dorsaler Abschluss der Kapsel fehlt noch, ebenso ist sie medial noch fast ganz offen; nur an dem horizontal verlaufenden Abschnitt des vorderen Bogenganges ist auch am medialen Umfang Knorpelbildung im Gange.

Etwas weiter ist die Knorpelbildung im Bereiche der Pars inferior labyrinthi. Der schmale Streifen am medialen Umfang hinter dem Ganglion acustico-faciale (die Commissura basi-vestibularis) ist kräftiger geworden, und der unterste Abschnitt seines Vorderrandes hängt jetzt mit der Basalplatte zusammen. Aber auch sonst macht sich jetzt Knorpelbildung in der Umgebung des unteren Theiles der Pars inferior bemerkbar. So beginnt sich jetzt ein knorpeliger Boden der Gesammtkapsel zu bilden, d. h. das periotische Gewebe am ventralen Umfang des Ductus cochlearis beginnt zu verknorpeln, und von hier aus setzt sich auch die Verknorpelung bereits etwas auf das Gewebe am lateralen, hinteren und vorderen Umfang der Pars inferior fort. Am vorderen Umfang war ja vorher schon Knorpel entstanden. Der neu gebildete Kapselboden, den man sich so als eine ganz flache Schale mit etwas aufgebogenem vorderen, hinteren und lateralen Rande vorstellen kann, hängt medial mit dem lateralen Rande der Basalplatte zusammen, doch ist seine Verknorpelung wohl selbständig erfolgt.

Abgesehen hiervon ist die ganze Pars inferior labyrinthi, also caudal, lateral, vorn und in der Hauptsache auch medial, noch ohne knorpelige Umschliessung. Wie auf dem vorigen Stadium, so blickt somit auch jetzt noch die laterale Wand des Sacculus-Abschnittes gegen eine dichte Gewebsmasse, die ihren lateralen Abschluss erst durch die Crista parotica erhält und dorsalwärts in die bereits in Verknorpelung begriffene Unterwand des lateralen Bogenganges übergeht. Durchzogen wird dieses Gewebe von dem hinteren Hauptstamm des N. facialis und von der V. capitis lateralis, die hier beide von vorn nach hinten verlaufen. In diesem Gewebe macht sich jetzt aber deutlicher die Anlage des Stapes bemerkbar (s. Visceralskelet). In dem Gebiet vor dem Sacculus hat sich gegen früher nichts geändert, auch die präfaciale Commissur ist noch unverknorpelt.

Die vorstehende Darstellung gilt für Stadium 45a. Von Stadium 45 wäre, abgesehen von dem reiferen Charakter des Knorpels an allen eben geschilderten Partien, namentlich eine etwas grössere Ausdehnung der Verknorpelung im Gebiete der Pars inferior zu vermerken. Die oben erwähnte flache Knorpelschale ist am vorderen Umfang und an der vorderen Hälfte des lateralen Umfanges des Ductus cochlearis

vollständiger geworden. Lateral von der Gegend des Sacculus und am caudalen Umfang des letzteren liegt aber nur unverknorpeltes Blastem. Auf die späteren Verhältnisse bezogen, bedeutet das, dass die Gegend der späteren Fenestrae, der Fenestra vestibuli und der Fenestra cochleae, noch von einer grossen einheitlichen Lücke eingenommen wird, in deren Bereich das Ohrkapsel-Blastem noch unverknorpelt ist. Immerhin ist auf Stadium 45 doch die rostrale Hälfte der lateralen Knorpelwand schon vollständiger verknorpelt und damit auch die rostrale Begrenzung der Fenestra vestibuli festgelegt.

Die Supracapsularplatte, die sich unmittelbar an den dorsalen Rand der Ohrkapsel anschliesst, ist jetzt in grösserer Breite und Höhe verknorpelt (auf Stadium 45 vollständiger als auf 45a) und, wie das oben schon erwähnt wurde, mit dem oberen plattenförmigen Theil des Occipitalpfeilers verschmolzen. Auch auf den beiden vorliegenden Serien setzt sich, wie auf Stadium 44, die caudale Randpartie des oberen Theiles der Platte gegen den übrigen Abschnitt etwas ab, auch in dem Gebiet, das mit dem Occipitalpfeiler verwachsen ist. An die Knorpelplatte, die somit den Occipitalpfeiler und die Supracapsular platte dorsalwärts fortsetzt, schliesst sich dann das Tectum posterius an, als ein dünnerer und zugleich schmälerer Streifen, der am Dorsalumfang des Cavum cranii in den der anderen Seite übergeht. Auf dem Stadium 45a, das bezüglich der Verknorpelung die jüngeren Verhältnisse darbietet, ist seine knorpelige Differenzirung nur wenig weiter gediehen als auf Stadium 44, dagegen ist auf Stadium 45 die Verknorpelung vollständig.

Was die Verbindung der Supracapsularplatte mit der Ala orbitalis betrifft, so wird dieselbe auf Stadium 45a noch durch verdichtetes Bindegewebe, auf Stadium 45 dagegen bereits durch eine knorpelige Brücke, die Commissura orbito-parietalis, hergestellt. Auf den meisten Schnitten der Serie 45 ist in dieser Brücke noch eine Andeutung der ursprünglichen Trennung nachweisbar, aus deren Lage sich ergiebt, dass die Verknorpelung theils im Anschluss an den Vorderrand der Supracapsularplatte rostralwärts, theils im Anschluss an den Hinterrand der Ala orbitalis caudalwärts vorgeschritten ist.

Orbitotemporalregion. An der Basis der Orbitotemporalregion ist jetzt die mediane Vereinigung der beiden Trabekel erfolgt. Zu der auf Stadium 44 bestehenden Verbindung vor dem Hypophysenstiel ist auf Stadium 45a noch eine solche hinter demselben gekommen, so dass auf diesem Stadium an der Basis der Orbitotemporalregion eine dicke Knorpelmasse besteht, die von einem medianen Kanal durchbohrt wird. Der Kanal enthält den Hypophysengang. Auf Stadium 45 ist der Gang und mit ihm der Kanal verschwunden; es besteht jetzt ein solider Boden, den ich kurz als Balkenboden bezeichnen werde. Zwischen ihm und dem Vorderrand der Basalplatte besteht noch eine trennende Bindegewebszone, in der die Carotiden aufsteigen. Letztere liegen aber auf Stadium 45 schon in verticalen Rinnen an der Hinterfläche des Balkenbodens, d. h. der letztere hat sich median sowie lateral von den Gefässen nach hinten hin verdickt. Auch mit den Knorpeltheilen im caudalen Gebiet der Ethmoidalregion ist noch keine knorpelige Verschmelzung des Balkenbodens eingetreten. Wohl aber hängt er jetzt jederseits mit einer Taenia clino-orbitalis zusammen. Lateral von dem Abgang derselben schliesst sich an den Balkenboden jederseits die Ala temporalis an, deren Hinterrand nach wie vor von der vorderen Kuppel der Pars cochlearis capsulae auditivae durch eine schmale Bindegewebszone getrennt wird. Der Knorpel in der Ala ist reifer geworden; nennenswerthe Veränderungen hat sie aber sonst nicht erlitten.

Die Ala orbitalis ist auf Stadium 45 nicht mehr völlig isolirt, sondern hat mehrere Verbindungen erlangt: 1) die Taenia clino-orbitalis, die sich ventralwärts an die Ala anschliesst, steht jetzt in Homocontinuität mit dem Balken; 2) an den Caudalrand der Ala orbitalis schliesst sich die Commissura orbito-parietalis an, eine hohe Knorpelplatte, die hinten in die Supracapsularplatte übergeht (s. Oticalregion); 3) zwischen dem Vorderende der Ala orbitalis und dem Tectum nasi (der „Lateralplatte“) beginnt

eine Verbindungsbrücke zu verknorpeln, die Commissura spheno-ethmoidalis, die am lateralen Umfang der Hemisphäre und des Lobus olfactorius gelagert ist. Die vorher nur als kurzer Höcker vorhanden gewesene Radix anterior der Ala orbitalis ist ventralwärts vorgewachsen, endet aber nach wie vor in dem Gewebe, das die Anlage der Nasenkapsel bildet, am Uebergang der caudalen in die laterale Wand, ganz dorsal.

Ethmoidalregion. In der Ethmoidalregion ist eine Vereinigung der Lateralplatten mit einem septalen Herde erfolgt, die anderen Stücke bestehen aber noch isolirt fort, und dazu sind einige neue aufgetreten. Eine einheitliche Knorpelkapsel ist somit noch nicht gebildet.

Septum, Paraseptalknorpel. In der Anlage des Septums der Nasenkapsel sind jetzt zwei Knorpelgebiete unterscheidbar, ein hinteres und ein vorderes. Was zunächst das hintere, das ich als hintere Septalplatte bezeichnen will, anlangt, so bildet dieselbe auf dem etwas älteren Stadium 45 eine Knorpelmasse, die vor dem Balkenboden der Orbitotemporalregion liegt und auf dem Horizontalschnitt die Form eines gleichschenkligen Dreieckes besitzt (Taf. LXVIII, Fig. 5). Die Basis ist dem Balkenboden zugekehrt, demnach die Spitze nach vorn in das häutige Septum nasi hinein gerichtet. Bei starker Vergrösserung zeigt sich zwischen dieser Knorpelmasse und dem Balkenboden eine schmale, noch nicht völlig verknorpelte Gewebszone: die Verknorpelung jener Masse ist also selbständig erfolgt, vom Balkenboden unabhängig. In den hinteren Abschnitt der Septumanlage setzt sich die Knorpelmasse als vertical stehende mediane Platte von nicht sehr grosser Ausdehnung fort. Rostralwärts wird sie von dem vorderen Knorpelgebiet des Septums durch eine Gewebszone getrennt, die noch keinen deutlichen Knorpelcharakter erkennen lässt und nur aus sehr dicht gedrängt liegenden Zellen besteht. Auch in das dorsale Gebiet der hinteren Hälfte der Septumanlage erstreckt sich die Verknorpelung nur sehr wenig weit; dieser Theil der Septumanlage besteht somit noch aus verdichtetem zelligen Embryonalgewebe, das caudalwärts in die ebenfalls noch unverknorpelte Anlage der hinteren Nasenkapselwand (Lamina infracribrosa) und dorsalwärts in die von den Aesten des Olfactorius durchbrochene Bindegewebsplatte am hinteren Dachabschnitt der Nasenhöhle (Anlage der Lamina cribrosa) übergeht. — Auch im vorderen Theil der Septumanlage ist jetzt ein besonderes Verknorpelungsgebiet (vordere Septalplatte) erkennbar. Es liegt in der Hauptsache zwischen den vorderen Abschnitten beider Nasenhöhlen hinter der durch die Hinterränder der Aperturae nasales externae gelegten Ebene (Taf. LXVIII, Fig. 5) und dehnt sich von hier aus einerseits längs des dorsalen Randes der Septumanlage nach hinten und oben, andererseits nach vorn hin in das Gebiet zwischen beiden Aperturae nasales externae aus. Dieser letztere Theil hat nicht mehr die Form einer Platte, sondern die eines auf dem Querschnitt rundlichen Stabes, er nimmt das ventrale Gebiet der Septumanlage ein, befindet sich somit in beträchtlichem Abstand von dem dorsalen Rande derselben. In dem Gebiet zwischen beiden Aperturae externae endet er frei, da ein vorderer Abschluss der Nasenkapsel noch nicht besteht.

Die Fig. 7a auf Taf. XV der Seydel'schen Arbeit zeigt, dass auf dem Stadium 44 der ventrale Rand der häutigen Scheidewand zwischen beiden Nasenhöhlen kurz vor dem hinteren Umfang eine Knickung zeigt, derart, dass der kürzere hintere und der längere vordere Abschnitt des Randes einen ventralwärts offenen stumpfen Winkel bilden. Das Gleiche ist, wie die Schnittbilder ergeben, auch noch auf Stadium 45 der Fall. Gegen den erwähnten Winkel läuft die Trennungszone zwischen den beiden septalen Knorpelherden aus. Somit kann man wohl sagen, dass die letzteren den beiden Abschnitten der Nasenscheidewand zu Grunde liegen, die auf der genannten Seydel'schen Figur schon an der mit Schleimhaut bedeckten Wand unterscheidbar sind. Die Frage, wie sich die zwei septalen Knorpelherde der Stadien 45 und 45a zu dem einheitlichen Herd des Stadiums 44 verhalten, wird im zweiten Teil erörtert werden.

Ausser der Anlage des Septum cartilagineum sind jetzt in dem häutigen Septum noch die Anlagen der beiden Paraseptalknorpel deutlich als hellere schmale Streifen, die medial von den Jacobson'schen

Organen und ventral-lateral von dem ventralen Septumrand liegen. Sie befinden sich im ersten Anfang der Verknorpelung. Mit dem ventralen Septumrand (und zwar der vorderen Septalplatte) sind sie durch kernreiches, nicht verknorpeltes Gewebe verbunden; irgend eine sonstige nähere Beziehung zu ihm besteht aber nicht. Hinten enden sie frei; nach vorn hin lassen sie sich bis in die verdichtete Gewebsmasse verfolgen, die am primären Boden der Nasenhöhle liegt.

Verknorpelungen am caudalen Umfang der Nasenhöhlen. Die schon im vorigen Stadium aufgetretene Caudalplatte ist deutlicher und etwas grösser geworden, aber noch ganz auf den ventralen Abschnitt des caudalen Nasenhöhlenendes, der vor dem Balkenboden gelagert ist, und auf die anschliessenden Theile des Lateralumfanges beschränkt. Ihr Knorpel ist von dem der hinteren Septalplatte noch deutlich getrennt (Taf. LXVIII, Fig. 5). In der grösseren dorsalen Hälfte des caudalen Umfanges der Nasenhöhle ist auch jetzt eine Verknorpelung der Kapselanlage noch nicht erfolgt; hier wird die letztere noch durch die bei dem früheren Stadium geschilderte verdichtete Bindegewebsschicht (Lamina infracribrosa) repräsentirt, die den caudalen Umfang der Nasenhöhle von dem Gehirn trennt, lateral in die Anlage der Seitenwand, median in die des Septums, vorn in die der Lamina cribrosa übergeht. Auch in letzterer ist noch keine Spur von Knorpel vorhanden; ebenso fehlt er noch in der Schlussplatte.

Lateralplatten. Die beiden Lateralplatten, die als erste Knorpeltheile des Daches und der Seitenwände der Nasenkapsel schon auf dem vorigen Stadium aufgetreten waren, haben sich nun weiter entwickelt; sie sind wenigstens auf Stadium 45 etwas ausgedehnter und in der knorpeligen Differenzirung vorgeschritten. Auf dem gleichen Stadium hängen ihre medialen Ränder eine Strecke weit homocontinuirlich knorpelig mit dem vorderen Knorpelgebiet des Septums an seinem dorsalen Rande zusammen. Entsprechend dieser Stelle findet sich schon jetzt zwischen beiden Lateralplatten eine mediane Rinne auf dem Nasenkapseldach, d. h. die beiden Platten wölben sich neben der Mittellinie sehr stark dorsalwärts, ehe sie auf den seitlichen Umfang des Nasensackes umbiegen. Was die Ausdehnung der Lateralplatten anlangt, so ist dieselbe auch jetzt noch nicht sehr bedeutend; eine jede Platte deckt ein nur beschränktes Gebiet des dorsalen und lateralen Umfanges der Nasenhöhle ihrer Seite. Hinten reicht jede Platte bis an den vorderen Umfang des Lobus olfactorius, dringt aber nicht etwa zwischen diesen und den Nasensack ein; hier, also an dem hintersten horizontal verlaufenden Theil des dorsalen Umfanges der Nasenhöhle, liegt als Anlage der Lamina cribrosa noch Bindegewebe. Der mediale Rand des hintersten Abschnittes der Lateralplatte hängt mit dem der anderen Seite durch noch nicht völlig verknorpeltes Gewebe zusammen, das zugleich die dorsale Randpartie der Anlage des Septum nasi bildet. Im Uebrigen bleibt dieser hinterste Theil der Lateralplatte durchaus auf den dorsalen Umfang der Nasenhöhle beschränkt, setzt sich aber noch nicht auf den lateralen fort. Dagegen dehnt sich im Gebiet der vorderen Hälfte der Nasenhöhle die Lateralplatte vom Dach aus eine Strecke weit auf die Seitenwand aus. Vorn hört die Lateralplatte in beträchtlicher Entfernung hinter der Apertura nasalis externa, ventral in grossem Abstand von dem ventralen Rande der Seitenwand auf, und caudalwärts deckt ihr Seitentheil gerade noch den vorderen Umfang der nischenförmig lateralwärts gerichteten Ausbuchtung, die die hintere Hälfte der Nasenhöhle bildet. Somit ist zur Zeit noch der ganze vorderste Abschnitt der Nasenhöhle mit der Apertura nasalis externa dorsal, lateral und rostral ohne Knorpelumhüllung, es ist ferner der grösste Theil der Seitenwand in der hinteren Hälfte der Nasenhöhle noch unverknorpelt und ebenso die ventrale Partie der Seitenwand in ihrer ganzen Länge.

An die hintere laterale Ecke der Lateralplatte jeder Seite schliesst sich die auf Stadium 45 in der Verknorpelung begriffene Commissura spheno-ethmoidalis an, die zur Ala orbitalis hinüberzieht. Unter ihrem ventralen Rande tritt der N. ophthalmicus medialwärts in den Raum über der Anlage der Lamina cribrosa und verhält sich im Uebrigen wie früher, d. h. sein R. lateralis nasi dringt durch das

Anlagegewebe der Nasenkapsel wieder heraus, und zwar am lateralen Rande der Lateralplatte. Caudal und ventral von der Durchbohrungsstelle ist das perirhinische Gewebe noch unverknorpelt.

Verknorpelungen am primären Boden der Nasenhöhlen. In dem Stadium 45 beginnen auch an dem primären Boden der Nasenhöhle Verknorpelungsprocesse sich zu zeigen. In dem hier gelegenen stark verdichteten perirhinischen Gewebe sind jederseits zwei Centra unterscheidbar, die sich durch ihr helleres Aussehen als im Beginn der Verknorpelung befindlich documentiren: ein mediales und ein laterales. Das mediale liegt neben der Mittellinie; zwischen die beiderseitigen erstreckt sich von hinten-oben her der vorderste Theil des Septumknorpels. Ausserdem kann bis hierher die Anlage der Cartilago paraseptalis verfolgt werden. Das laterale Centrum, das in der Differenzirung etwas weiter vorgeschritten ist, liegt erheblich weiter lateral, in dem Theil der Bodenanlage, der ventral von der Nasenhöhle sich lateralwärts über das Gebiet derselben ausdehnt. Ein Vergleich mit späteren Stadien ergiebt, dass es die Anlage des lateralen Bodenabschnittes mit der Crista marginalis darstellt.

Visceralskelet. Die Ausbildung der Skelettheile des Mandibularbogens ist auf Stadium 45a nur wenig weiter gediehen als auf Stadium 44, hat dagegen auf Stadium 45 wichtige Fortschritte gemacht. Die beiderseitigen Meckel'schen Knorpel haben sich in distaler Richtung weiter entwickelt und sind nun mit ihren rostralen Enden einander so nahe gekommen, dass nur noch eine dünne mediane Blastemlage sie trennt. Allerdings ist der Knorpel in den vordersten Enden noch sehr jung, aber doch sind die Skeletstäbe gut abgegrenzt. Sie legen sich vorn eine Strecke weit eng an einander, d. h. sie kommen nicht mit ihren Spitzen, sondern mit ihren medialen Seiten zur Vereinigung. Auch am proximalen Ende eines jeden Meckel'schen Knorpels zeigen sich jetzt andere Verhältnisse als früher. Dieses Ende ist kräftiger geworden, und auch die Verknorpelung des Manubrium mallei, das sich ihm ventralwärts anschliesst, hat Fortschritte gemacht; vor allem aber ist am medial-caudalen Umfang des proximalen Endes des Meckel'schen Knorpels in dem früher einheitlichen verdichteten Blastem eine neue knorpelige Skeletanlage erkennbar: die des Ambosses. Sie ist nur auf wenigen Schnitten zu verfolgen als ein dünner kurzer, gekrümmter Knorpelstreifen, der eine lateral-rostrale concave Seite gegen das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels, und die andere convexe, medial-caudale Seite gegen die Crista parotica und den Stapes kehrt. Von letzterem ist der Knorpelherd des Ambosses noch weit entfernt, nur durch verdichtetes Blastem wird eine Verbindung zwischen den beiden Knorpelgebilden hergestellt.

Stapes. Der Stapes zeigt sich auf Stadium 45a kaum weiter als auf Stadium 44, stellt dagegen auf Stadium 45 schon ein von der Umgebung gut abgrenzbares knorpeliges Skeletstück dar. Aus der Combination der Schnittbilder ergibt sich, dass er etwa die Form einer kurzen Keule hat, deren verdicktes Ende mit seinem medialen Umfang dem periotischen Blastem lateral von dem Sacculus anliegt, während das verjüngte Ende lateral- und ventralwärts gerichtet ist und in die dichte Blastemmasse übergeht, in der die knorpelige Anlage des Ambosses sich findet. Wie schon bei der Oticalregion erwähnt, ist das periotische Blastem im Umkreis der Pars inferior labyrinthi auf Stadium 45 schon etwas weiter verknorpelt als auf Stadium 45a und 44, so dass das Gebiet der späteren Fenestra vestibuli wenigstens ventral und rostral schon durch die Wände der Knorpelkapsel begrenzt ist. Die dicke Blastemschicht, der der Stapes von aussen anliegt, wird durch den letzteren medialwärts gegen den Sacculus vorgetrieben. Das Verhalten des Stapes zu dem Facialis hat keine Aenderung erfahren.

Hyobranchialskelet. Auch im Verhalten des Hyobranchialskeletes erweist sich Stadium 45 als etwas älter wie Stadium 45a. Letzteres bietet noch fast die gleichen Verhältnisse wie Stadium 44; erwähnenswerth wäre nur, dass sich in dem ventralen Abschnitt des Cornu hyale, vor dem Zusammenstoss mit dem

Corpus hyoidei, eine leichte Aufhellung zeigt: die erste Andeutung der beginnenden Verknorpelung. Dieselbe geht nicht vom Körper aus, sondern ist selbständig, sie erstreckt sich ferner nur über einen ganz kurzen Abschnitt des hyalen Hornes (also nur über wenige Schnitte der Serie), so dass auch jetzt noch der grösste Theil des ventralen absteigenden sowie die mediale Hälfte des mittleren (horizontalen) Abschnittes sich auf vorknorpeligem Stadium befinden. Viel ausgesprochener ist die Verknorpelung des untersten Endes des Cornu hyale bereits auf Stadium 45, und hier zeigt sogar die Uebergangszone zwischen ihm und dem Corpus in einigen Schnitten schon Knorpelcharakter. Eine grosse Ausdehnung besitzt der Knorpelherd jedoch auch jetzt noch nicht: die obere Hälfte des unteren absteigenden, sowie die mediale Hälfte des mittleren horizontalen Abschnittes befinden sich auch jetzt noch auf Vorknorpelstadium. Dagegen bestehen wie schon vorher die laterale Hälfte des mittleren Abschnittes und der ganze obere Abschnitt aus gut ausgebildetem Hyalinknorpel. Im Verhalten desselben hat sich gegen früher kaum etwas geändert; der Knorpelstab hört als solcher neben dem Stamm des Facialis in kurzer Entfernung unterhalb des Abganges der Chorda tympani auf.

Von dem Corpus und den Cornua branchialia I des Hyoids ist nicht viel zu sagen. Der Knorpel zeigt in ihnen reiferen Charakter, und daher erscheinen die beiden Hörner von dem Körper durch die vorknorpelige Trennungszone schärfer abgesetzt. Der dorsale Abschnitt des Cornu branchiale I hat sich am Seitenumfang des Pharynx etwas weiter dorsalwärts ausgedehnt und ist auch besser verknorpelt. Das Branchiale II ist durch Vorknorpel mit ihm verbunden, wie früher.

Deckknochen. Von Deckknochen zeigt das jüngere Stadium 45a nur das schon im Stadium 44 vorhanden gewesene Praemaxillare in wesesentlich gleichem Verhalten wie früher; Stadium 45 lässt daneben noch mehrere andere erkennen, die jedoch wegen der blassen Färbung der Serie nur schwer unterscheidbar und abgrenzbar sind. Ich begnüge mich daher hier mit wenigen Angaben und werde erst bei Besprechung des Stadiums 46 genauer auf Besonderheiten der einzelnen Knochenstücke eingehen.

Das Parietale habe ich nicht nachweisen können; als erste Anlage des Frontale möchte ich einen hellen schmalen Streifen auffassen, der aussen von dem vordersten Theil der Ala orbitalis innerhalb des Bindegewebes durch einige Schnitte hindurch erkennbar ist. Nasale und Septomaxillare waren nicht feststellbar; ob zwei unter dem Ventralrand des Septum nasi gelegene helle Partien die paarigen Anlagen des Vomer repräsentiren, ist mit Sicherheit auch nicht zu sagen. Dagegen lassen sich das Squamosum und das Maxillare deutlich erkennen. Schon auf Stadium 45a ist im hinteren Theil der Gewebsmasse, die, wie bei dem früheren Stadium erwähnt, sich vom Seitenumfang der Ohrkapsel zu dem der Nasenhöhle erstreckt, eine unregelmässig zackige helle Partie bemerkbar, die auf Stadium 45 sich deutlicher als Anlage eines Knochens, des Squamosums, diagnosticiren lässt. Mit seinem hinteren Theil liegt dasselbe aussen vom vorderen Ende der Crista parotica. Auch im vorderen Theil der eben erwähnten Gewebslage, lateral von dem ventralen Gebiet der hinteren Nasenhöhlenhälfte, ist eine unbestimmt begrenzte Knochenanlage, die des Maxillare, vorhanden. Von dem Squamosum ist dasselbe noch weit getrennt. Der N. maxillaris läuft an seiner medialen Fläche nach vorn. Eine deutliche, gut ausgebildete Knochenlamelle liegt ferner auf Stadium 45 in der Seitenwand der Mundhöhle hinter und ventral von der Anlage der Nasenkapsel-Seitenwand. Ich glaube, dass sie das Palatinum darstellt, vermag jedoch bei der horizontalen Schnittrichtung und dem unzulänglichen Zustand nicht mit voller Sicherheit auszuschliessen, dass es sich um das Parasphenoid handelt. Vom Tympanicum und Goniale sind keine Spuren vorhanden. Erkennbar ist dagegen wieder die Anlage der Mandibula. Sie liegt als dünner Knochenstreifen lateral von dem Meckel'schen Knorpel, in geringem Abstand von demselben, nach vorn bis zu der Gegend reichend, wo die beiderseitigen Meckel'schen Knorpel sich eng an einander lagern. Caudalwärts

lässt sich der Knochen bis nahe an das hintere Ende des Knorpels verfolgen und hört dann im Bindegewebe auf. Irgend eine nähere Beziehung zwischen dem Knochen und dem MECKEL'schen Knorpel besteht nicht; eine Beziehung besteht eben nur darin, dass das Bildungsgewebe, das den Knochen umgiebt, medialwärts in das Gewebe übergeht, das den MECKEL'schen Knorpel umgiebt. Das den Knochen umgebende Gewebe lässt sich noch über das proximale Ende des ersteren hinaus etwas weiter dorsalwärts verfolgen, hört aber dann auf, innerhalb des allgemeinen Blastems unterscheidbar zu sein. Irgend ein deutlicherer Zusammenhang mit dem Blastem, in dem das Squamosum aufgetreten ist, besteht nicht.

Der N. alveolaris inferior tritt, von dorsal her kommend, an die mediale Seite des Knochens und zieht hier nach vorn; dicht vor dem vorderen Ende des letzteren giebt er einen kräftigen Ast lateralwärts ab: ein Vergleich mit späteren Stadien zeigt, dass dies der Ast ist, der später durch das For. mandibulare medium austritt.

Praemaxillare. Im Verhalten des Praemaxillare zeigen beide vorliegende Serien Unterschiede. Auf dem jüngeren Stadium (45 a) bieten die beiden am Mundhöhlendach gelegenen Knochen noch das gleiche Verhalten wie auf Stadium 44. SEYDEL hat es bereits beschrieben und durch einige Querschnittskizzen erläutert; seine Schilderung wäre nur dahin zu ergänzen, dass, wenn in ihr von dem Bodentheil der knorpeligen Nasenkapsel die Rede ist, auch jetzt nur erst die Anlage desselben verstanden werden muss, da eigentlicher Knorpel in diesem Gebiet noch nicht existirt. Zum Unterschied von Stadium 44 ist nun aber jetzt ausser den beiden am Mundhöhlendach gelegenen und an der Basis des Eizahnes unter einander und mit diesem verbundenen Knochen noch eine unpaare Knochenbildung vorn an der Spitze des Kopfes erkennbar. In der schon vorher vorhanden gewesenen Gewebsverdichtung zwischen beiden Aperturae nasales externae ist jetzt durch einige Schnitte hindurch eine unregelmässig zackige, hell gefärbte Partie zu sehen, die ich mich berechtigt glaube als Knochengrundsubstanz zu deuten. Das Bemerkenswerteste ist, dass sie mit den beiden paarigen Anlagen am Mundhöhlendach noch in keiner Verbindung steht, also selbständig, und ausserdem durchaus median, unpaar ist.

Stadium 45 zeigt die Dinge etwas weiter entwickelt: die vorderen, zugleich dorsal gekehrten Spitzen der paarigen am Mundhöhlendach gelegenen Knochen haben sich nach vorn hin verlängert und gehen aufsteigend in die oben erwähnte unpaare Knochenanlage über, die, nun etwas deutlicher geworden, einen vor dem Vorderrand des Nasenseptums vertical aufsteigenden Knochenpfeiler, den Processus praenasalis, darstellt (Taf. LXVIII, Fig. 5). Derselbe endet etwa in der Höhe der Dorsalränder beider Aperturae nasales externae. Der Zusammenhang des unpaaren Pfeilers mit den beiden palatinalen Knochen wird durch noch sehr dünne Knochenbrücken hergestellt. — So hängen also auf Stadium 45 die beiden Praemaxillaria an zwei Stellen unter einander zusammen: einmal an der Basis des Eizahnes und zweitens weiter vorn über dem oberen Mundrand vor dem Nasenseptum durch den pränasalen Knochenpfeiler. Man kann somit füglich jetzt von einem einheitlichen Praemaxillare sprechen. Die beiden paarigen Abschnitte haben sich in der Richtung nach hinten-lateral hin weiter entwickelt.

Da ein vorderer kuppelförmiger Abschluss der Nasenkapsel noch fehlt, so steigt der Pränasalfortsatz ohne knorpelige Anlehnung, in einiger Entfernung vor dem Vorderrande des Nasenseptums, frei im Bindegewebe auf. Sein oberes Ende ist gegen die Caruncula hin gerichtet, die als kleines Höckerchen auf dem Stadium 45 bereits von SEMON abgebildet worden ist (SEMON, 1894, Taf. X). Ich möchte bemerken, dass der kleine Höcker im Wesentlichen eine bindegewebige Bildung darstellt, während das ihn bekleidende Epithel auf diesem Stadium kaum etwas Besonderes zeigt. Das obere Ende des pränasalen Zwischenkieferfortsatzes endet übrigens nicht etwa in dem kleinen Hügel selbst, sondern in einigem Abstand unterhalb desselben.

Beuteljunges No. 46, eben geboren.

Primordialcranium.

Occipitalregion. Ueber die Basalplatte ist nichts Neues zu berichten; die Chorda dorsalis ist auf ihrer Dorsalfläche, auf die sie aus dem Dens epistrophei unter scharfer Knickung tritt, noch erhalten. Der Occipitalpfeiler hat sich in seinem unteren Abschnitt etwas umgeformt, indem er an seinem caudalen Umfang an Zuwachs gewonnen hat. Der Querschnitt ist dadurch mehr längsoval geworden, wobei die längere Axe des Ovals sagittal gerichtet ist. Die Zunahme am hinteren Umfang bedeutet eine stärkere Ausbildung des Condylus occipitalis in sagittaler Richtung, dessen lateralem Umfang jetzt die schalenfömig verbreiterte Partie am vorderen Umfang der Massa lateralis atlantis anliegt (siehe meine vorige Abhandlung). Die eigentliche lateralwärts blickende Oberfläche des Condylus ist aber noch sehr wenig vorgewölbt. Die Verwachsung zwischen dem Occipitalpfeiler und der Ohrkapsel ist ventralwärts vorgeschritten und reicht jetzt herunter bis dicht an die Nervengruppe (Hypoglossus und Vagusgruppe), die zwischen den ventralen Abschnitten beider Gebilde austritt. So ist jetzt das längliche Foramen jugulare s. metoticum allseitig knorpelig umrandet. Oberhalb der Ohrkapsel besteht völlige Homocontinuität zwischen dem Occipitalpfeiler und der Supracapsularplatte, eine Grenze zwischen beiden ist nicht mehr erkennbar. Die einheitliche supracapsulare Seitenwandplatte geht dann in das Tectum posterius über (siehe Oticalregion).

Oticalregion. Die Pars otica der Basalplatte ist nun homocontinuirlich mit den beiden Ohrkapseln verwachsen, Grenzen sind nicht mehr feststellbar. Sie geht also ohne Unterbrechung in den Boden, den vorderen und den hinteren Umfang der Ohrkapsel über. (Eine mediale Wand besitzt der untere Theil der Ohrkapsel noch nicht.) Ausserdem hängt die Basalplatte jetzt homocontinuirlich mit dem Knorpelboden an der Basis der Orbitotemporalregion zusammen.

Die Chorda dorsalis tritt aus dem Zahn des ersten Wirbelkörpers unter sehr scharfer Knickung auf die knorpelige Schädelbasis und läuft hier, umgeben von lockerem Gewebe, nach vorn. Vorn gräbt sie sich mit ihrem ventralen Umfang etwas in den Knorpel ein, bleibt aber doch epichondral und endet, indem sie die Basalplatte an ihrem vorderen Rande verlässt, am caudalen Umfang der Hypophyse, diesem eng angeschmiegt (Textfig. 27).

Ohrkapsel. Der Fortschritt, den die Ohrkapsel vom vorigen Stadium an gemacht hat, ist recht beträchtlich: vor allem ist jetzt auch die Pars inferior labyrinthi bis auf 3 Oeffnungen von Knorpel umschlossen, und diese untere Kapselhälfte steht in homocontinuirlicher Verbindung mit der zuerst und selbständig entstandenen oberen Hälfte. Die Gesammtkapsel steht ferner ventral mit der Basalplatte, dorsal mit der Supracapsularplatte, vorn mit der Commissura orbito-parietalis und hinten mit der Pila occipitalis in homocontinuirlicher Verbindung.

Im Gebiet der Pars superior hat sich nun auch ein dorsaler Kantenabschluss gebildet; am medialen Umfang besteht eine Knorpelwand für die vorderen oberen Partien, während die hintere Hälfte und auch noch die unteren Partien der vorderen Hälfte von einer grossen Lücke eingenommen werden. Gut ausgebildet ist der vordere Abschluss, der in den oberen Partien mehr in einer Kante (längs des absteigenden Theiles des vorderen Bogenganges), in den unteren in einer breiten Fläche (vor dem Utriculus) erfolgt. In der Fortsetzung der Seitenwand der Ohrkapsel schliesst sich an die Vorderwand die Commissura orbito-parietalis an, die somit nicht mehr, wie früher, nur in die Supracapsularplatte übergeht, sondern, längs der Vorderwand der Ohrkapsel herabsteigend, den oberen Theil derselben mit einem schmalen „präcapsulären“ Knorpelstreifen säumt. Auch eine gut entwickelte Hinterwand besteht jetzt: mit ihr ist der obere Theil

des Occipitalpfeilers verschmolzen. Die laterale Wand ist durch die völlige Verknorpelung der Massa angularis (d. i. des Gewebes, das den Körperwinkel zwischen den Bogengängen ausfüllte) in dieser Gegend stark verdickt; von der Massa angularis gehen jetzt die 3 Septa semicircularia aus, d. h. Knorpelleisten, die sich in den Concavitäten der 3 Bogengänge gebildet haben, und um die sich jetzt die letzteren herumschlagen. Das horizontal gelagerte Septum semicirculare anterius geht zur medialen, das ebenfalls horizontale Septum sc. posterius zu der Uebergangsstelle der caudalen Wand in die mediale, das Septum sc. laterale zu der Wand am Ventralumfang des lateralen Bogenganges. Letztere Wand ist jetzt vollständig verknorpelt. Auch die Pars inferior des Labyrinthes wird jetzt in grösserer Ausdehnung von einer Knorpelkapsel umgeben, die mit der Pars superior zusammenhängt (Textfig. 14). Am unvollständigsten ist diese Kapsel medial und vorn in ihrer oberen Abtheilung, die den Sacculus und den Anfang des Ductus cochlearis erhält. Hier fehlt noch eine eigentliche Vorderwand, so dass auch der Facialis und der R. anterior N. acustici noch eng an einander liegen. Dagegen ist die präfaciale Commissur gut verknorpelt und setzt die Pars superior der Kapsel mit dem unteren Theil der Pars inferior in Verbindung. Auch der vordere Theil der medialen Wand in dem oben genannten Gebiet der Pars inferior ist noch unverknorpelt: es besteht also hier eine grosse mediale Lücke, die in die der Pars superior übergeht und von dem grossen Ganglion acustico-faciale eingenommen wird. Hinter diesem Ganglion ist aber dann ein medialer Knorpelabschluss des Ohrkapselraumes vorhanden, und dasselbe ist am caudalen und lateralen Umfang der Fall. In der caudalen Wand der Pars inferior liegt eine schmale, aber in verticaler Richtung sehr ausgedehnte, nur membranös geschlossene Lücke, die Fenestra cochleae, die somit ein von der Verknorpelung verschontes Gebiet der Ohrkapselanlage darstellt. Eine ähnliche, nur grössere Lücke ist in der lateralen Wand der Pars inferior ausgespart geblieben: die Fenestra vestibuli, die von der Membrana opercularis verschlossen wird. Letztere wird, ebenso wie die ihr anliegende laterale Sacculus-Wand, durch den Stapes stark medialwärts vorgetrieben. Der untere Theil des Ductus cochlearis wird allseitig von Knorpel umgeben, der ohne Grenze in den der Basalplatte übergeht. Der Raum dieser Schneckenkapsel endet vorn an der Basis blind.

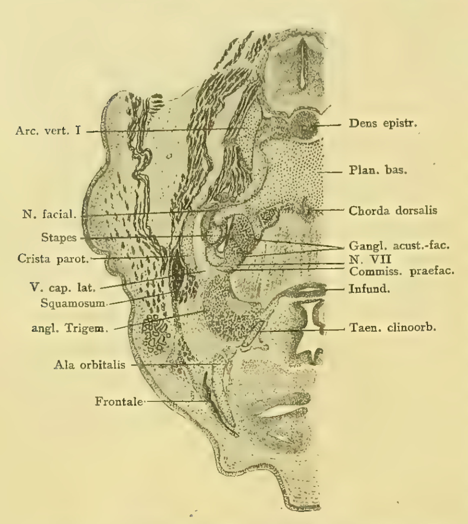


Fig. 14. Stadium 46, Objecttr. 4, Reihe 5, Schnitt 3. Vergr. 20:1. Basalplatte, Ohrkapsel (Anlagerung des Stapes an die Verschlussmembran der Fenestra vestibuli), präfaciale Commissur, Ala orbitalis.

Die Wände der Pars inferior der Ohrkapsel gehen dorsalwärts homocontinuirlich in die der Pars superior, ventral in die Basalplatte über; rostralwärts ist knorpelige Vereinigung mit dem Knorpelboden der Orbitotemporalregion erfolgt.

Bezüglich des Verhaltens der Fenestra cochleae auf diesem Stadium macht Alexander (l. c. p. 20) einige irrthümliche Angaben. Danach hänge diese Lücke (das „Basilarfenster") jetzt noch mit dem Vorhofsfenster zusammen und läge vor und unter dem letzteren. Beides ist nicht richtig; die Oeffnungen sind vielmehr gut von einander getrennt, und die Fen. cochleae findet sich ausgesprochen hinter der Fenestra vestibuli, etwa in gleichem Horizontalniveau mit dieser.

Die Supracapsularplatte, die sich an den oberen Rand der Ohrkapsel anschliesst, steht rostralwärts durch die Commissura orbito-parietalis mit der Ala orbitalis in homocontinuirlicher Verbindung, während in ihren hinteren Theil das obere Ende des Occipitalpfeilers übergeht. An die Seitenwandplatte, die durch Verschmelzung der beiden zuletzt genannten Knorpelabschnitte gebildet wird, schliesst sich das Tectum posterius an, das gegen früher an Ausdehnung in longitudinaler Richtung gewonnen hat. Seiner Topographie nach bildet es viel ausgesprochener eine Verbindung der beiden Ohrkapseln, als eine solche der Occipitalpfeiler. Noch wäre zu erwähnen, dass dicht über der Ohrkapsel der Aussenfläche der Supracapsularplatte eine lateralwärts vorspringende Leiste in einer schräg von vorn und oben nach hinten und unten gerichteten Linie ansitzt, die einen scharfen freien Rand nach vorn, einen anderen ventralwärts kehrt (s. Stadium 48).

Orbitotemporalregion. Der einheitliche Balkenboden ist nunmehr mit den Knorpeltheilen der Otical- und der Ethmoidalregion verwachsen. Caudalwärts hat seine Vereinigung mit der Basalplatte stattgefunden; die vorher zwischen beiden Theilen vorhanden gewesene Bindegewebszone ist also verknorpelt, und nur für die beiden Carotiden sind zwei kurze, schräg in der Richtung nach vorn und oben aufsteigende Canales carotici ausgespart. Rostralwärts ist der Balkenboden jetzt mit dem ventralen Abschnitt der Nasenkapsel-Hinterwand verwachsen, somit schliessen sich jetzt auch die knorpelige Lamina infracribrosa und die Lamina transversalis posterior an ihn an (s. Ethmoidalregion). Auch der Hinterrand der Ala temporalis ist jetzt an den vorderen Umfang der Pars cochlearis der Ohrkapsel angewachsen, so dass man an der Ala jetzt zwei Abschnitte unterscheiden kann: das breitere mediale Wurzelgebiet, das mit dem Seitenrand des Balkenbodens und mit der Schneckenkapsel zusammenhängt, und das verschmälerte laterale, das fortsatzartig nach der Seite vorspringt. Die Ala schliesst sich an den Balkenboden übrigens nicht in ganz gleicher horizontaler Flucht an, sondern steigt vom Balkenboden aus zunächst ventralwärts herab, um dann erst lateralwärts in die Horizontalebene umzubiegen. Der absteigende Theil begrenzt den Ductus nasopharyngeus lateral (Textfig. 16, 17); an der Umbiegung in den horizontalen Theil springt noch ein kleiner besonderer Höcker, Processus pterygoideus, vor. — Zu den bisher vorhandenen drei Verbindungen der Ala orbitalis (Commissura orbito-parietalis, Commissura spheno-ethmoidalis, Taenia clino-orbitalis) ist jetzt noch eine vierte gekommen: die Radix anterior geht homocontinuirlich in die nunmehr ausgiebig verknorpelte Nasenkapsel am lateral-caudalen Umfang der Fenestra cribrosa über.

Ethmoidalregion. Von den Veränderungen, die das Stadium 46 in der Umgebung der Nasenhöhlen zeigt, und die von SEYDEL geschildert sind, erwähne ich hier nur, dass die Bildung des secundären Gaumens fast vollendet ist, also die Gaumenplatten der Oberkieferfortsätze sich in grosser Ausdehnung unterhalb des Septum nasi in der Mittellinie vereinigt haben. Doch besteht vorn in der Medianlinie noch ein unpaares „Gaumenloch", in dessen Tiefe der vorderste Theil der ventralen Septumfläche (natürlich ist das „häutige" Septum gemeint) frei ansteht. Zu beiden Seiten der letzteren liegen die vordersten Enden der früheren Aperturae nasales internae. Abgesehen von dieser Stelle wird die ventrale Septumfläche von dem secundären Gaumen unterlagert, doch besteht eine Verschmelzung beider erst in einer ganz kurzen Strecke.

Der Fortschritt, den das Skelet der Ethmoidalregion gegenüber dem vorigen Stadium erkennen lässt, ist ausserordentlich gross; die einzelnen früher getrennten Stücke sind nun zusammengeflossen und haben sich auch sonst beträchtlich vergrössert, so dass eine homocontinuirlich in sich zusammenhängende Knorpelkapsel zu Stande gekommen ist, die überdies an drei Stellen Verbindungen mit dem Skelet der Orbitotemporalregion besitzt. Der caudale Umfang der Kapsel ist jetzt vollständig knorpelig; es ist also eine Vereinigung der Caudalplatten in der Mittellinie, sowie die Verknorpelung der Lamina infracribrosa

erfolgt. An die ganze Höhe der Caudalwand stösst von vorn das Septum nasi an, ausserdem setzt sich an ihren unteren Rand jederseits vom Septum eine knorpelige Lamina transversalis posterior an, die in die Lamina terminalis eingelagert ist. Der mediale Rand der Lam. transv. post. ist schon jetzt in

Fig. 15.

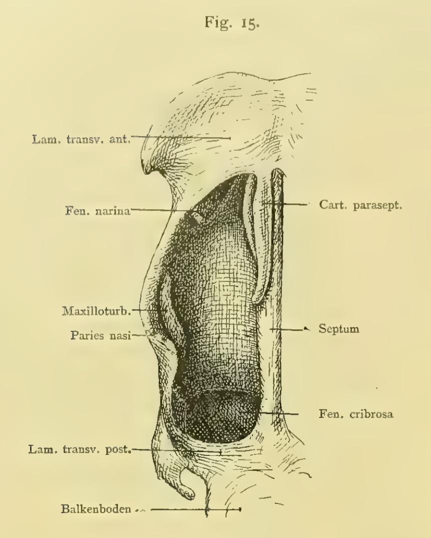


Fig. 16.

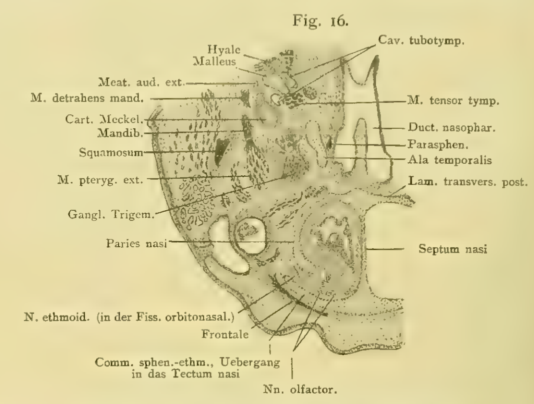


Fig. 15. Stadium 46. Knorpelige Nasenkapsel des *Echidna*-Embryo 46, nach einem Plattenmodell. Ventralansicht. Nach SEYDEL. In den Bezeichnungen verändert.

Fig. 16. Stadium 46, Objecttr. 5, Reihe 2, Schnitt 3. Vergr. 20:1. Der (Horizontal-)Schnitt trifft den absteigenden Theil der Ala temporalis, die Nasenkapsel in der Höhe der Fissura orbitonasalis, und im visceralen Gebiet die Anlage des Hammers mit dem Manubrium, den MECKEL'schen Knorpel und das obere Ende des Hyale.

Fig. 17.

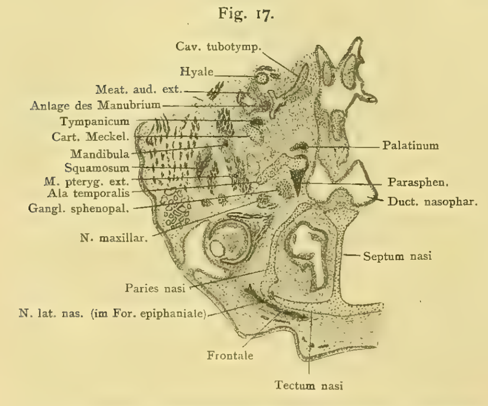


Fig. 18.

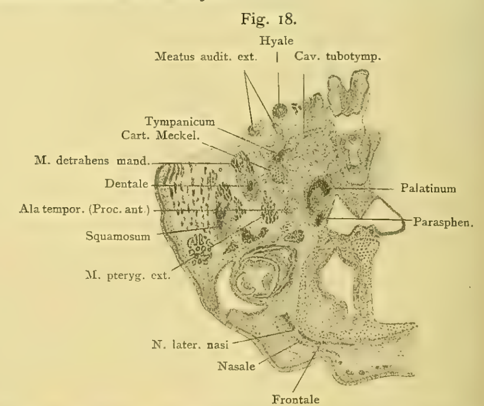


Fig. 17. Stadium 46, Objecttr. 5, Reihe 4, Schnitt 3. Vergr. 20:1. Ventral und rostral von Fig. 16. Nasenkapsel im Gebiet des For. epiphaniale getroffen; lateraler fortsatzartiger Theil der Ala temporalis. Stelle der innigen Anlagerung des Parasphenoids an die Ala temporalis. Unterste Spitze des Manubrium mallei.

Fig. 18. Stadium 46, Objecttr. 5, Reihe 5, Schnitt 3. Vergr. 20:1. Ventral und rostral von Fig. 17. Nasenkapsel vor dem For. epiphaniale getroffen. N. lateralis nasi. Topographie des Tympanicum zu der Anlage des Trommelfelles.

breiter homocontinuirlicher Verbindung mit dem unteren Rand des Septum (Textfig. 16). In ihrem ventralen Gebiet ist die caudale Wand der Nasenkapsel mit dem Balkenboden zusammengewachsen, so dass sich die Lamina infracribrosa und die Lamina transversalis posterior unmittelbar an diesen anschliessen (Textfig. 15). An der Decke der Nasenhöhle findet sich im subcerebralen Gebiet noch ein grosses, von den Riechnerven

durchsetztes und im Uebrigen von Bindegewebe erfülltes Fenster, das ich als Fenestra cribrosa bezeichnen will, weil es später von der Lamina cribrosa eingenommen wird; im präcerebralen Gebiet hat sich dagegen (aus den Lateralplatten) ein continuirliches Dach gebildet, das median mit dem Septum, lateral mit der Seitenwand zusammenhängt. Auch die letztere ist sehr vollständig, biegt hinten in die caudale Wand,

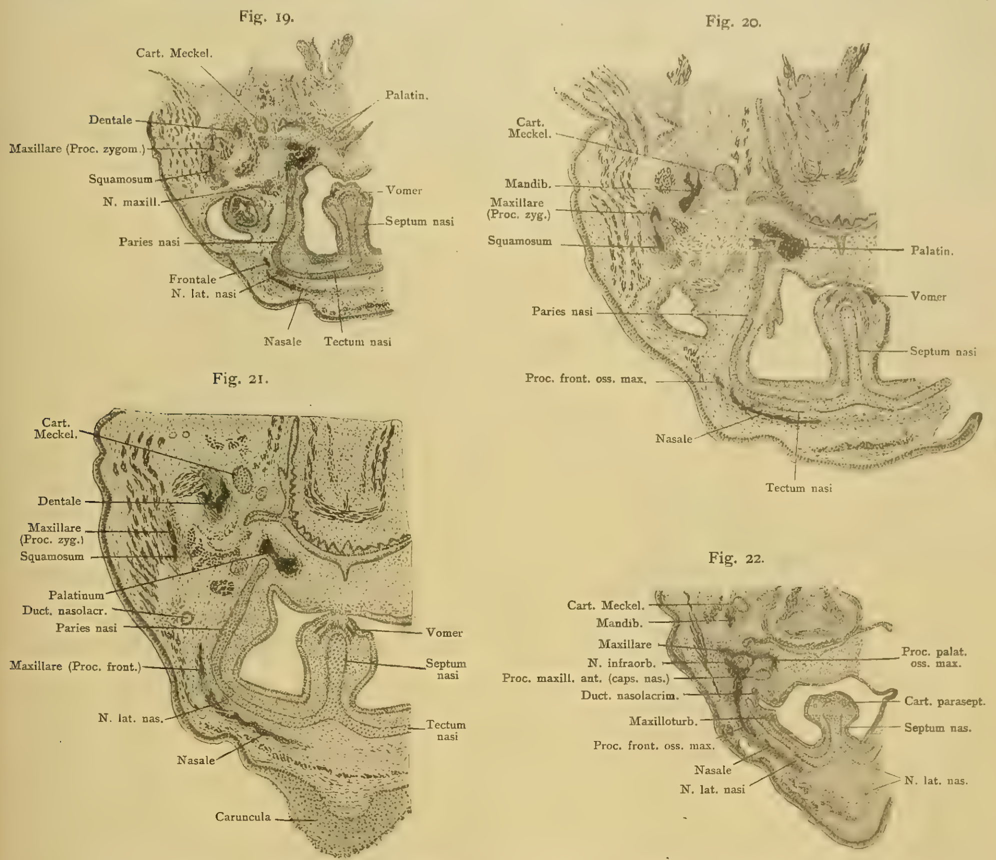


Fig. 19. Stadium 46, Objecttr. 6, Reihe 1, Schnitt 2. Vergr. 20:1. Ventral und rostral von Fig. 18. Anlagerung des Palatinums an den ventralen Rand der lateralen Nasenkapselwand. For. palatinum commune.

Fig. 20. Stadium 46, Objecttr. 6, Reihe 4, Schnitt 1. Vergr. 20:1. Ventral und rostral von Fig. 19. For. sphenopalatinum.

Fig. 21. Stadium 46, Objecttr. 6, Reihe 6, Schnitt 1. Vergr. 20:1. Ventral und rostral von Fig. 20.

Fig. 22. Stadium 46, Objecttr. 7, Reihe 5, Schnitt 3. Vergr. 20:1. Ventral und rostral von Fig. 21. Durch den freien Theil des Proc. maxillaris anterior der Nasenkapsel. Ductus nasolacrimalis in enger Nachbarschaft des Nasenepithels.

dorsal in das Dach um, während der ventrale Rand in grösster Ausdehnung frei ist und nur hinten mit der Lamina transversalis posterior, vorn mit der Lamina transversalis anterior zusammenhängt (Textfig. 15—24). Der vorderste Theil der Seitenwand wird von der grossen Fenestra narina eingenommen, deren vorderer für die Apertura nasalis externa bestimmter Theil durch einen von der Decke herabhängenden Processus alaris superior unvollkommen von dem dahinter folgenden

Abschnitt abgetrennt wird. Die vordere Umgrenzung der Fenestra narina bildet der Kuppelknorpel (Cartilago cupularis), durch den das Dach in die Decke übergeht (Textfig. 23, 24). Am Ventralumfang der Nasenhöhle findet sich, eingelagert in den „primären Boden", die Lamina transversalis anterior, medial in Homocontinuität mit dem ventralen Septumrand, lateral weit unter der Fenestra narina als Crista marginalis nach aussen vorspringend, vorn mit dem Kuppelknorpel, hinten seitlich mit der Seitenwand zusammenhängend, im Uebrigen aber mit freiem caudalen Rande aufhörend (Textfigg. 15, 25, 26). Doch schliesst sich an diesen Rand schon die Cartilago paraseptalis an, die neben dem ventralen Rande des Septums am medialen Umfang des Jacobson'schen Organes nach hinten zieht. In ihrer vorderen Hälfte ist sie zu einer Hohlrinne eingerollt, die aber lateralwärts noch offen ist, der

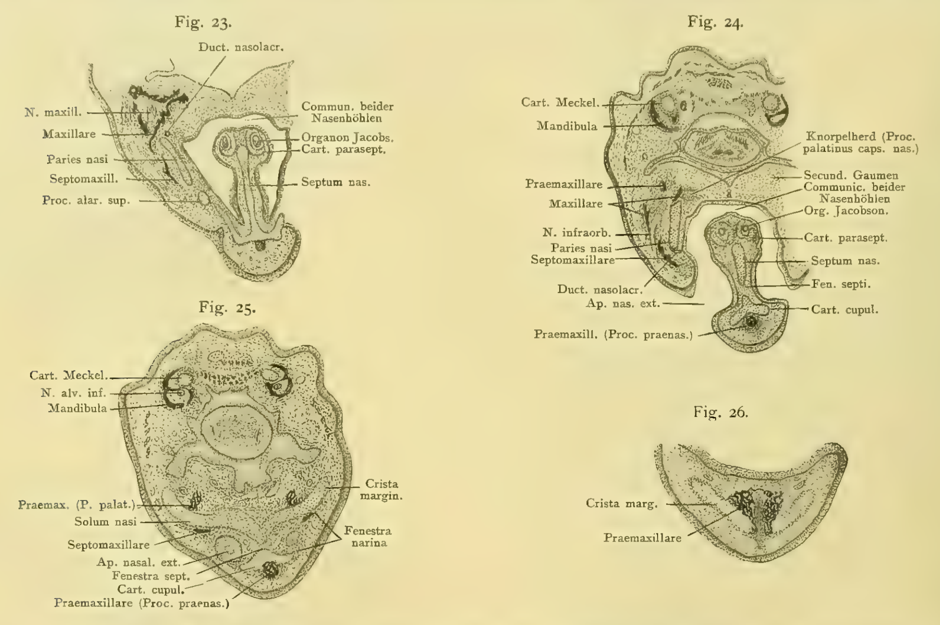


Fig. 23. Stadium 46, Objecttr. 8, Reihe 4, Schnitt 4. Vergr. 20:1. Dorsocaudaler Umfang der Fenestra narina. Proc. alaris superior.

Fig. 24. Stadium 46, Objecttr. 9, Reihe 4, Schnitt 2. Vergr. 20:1. Durch die Mitte der Fenestra narina und Apertura nasalis externa.

Fig. 25. Stadium 46, Objecttr. 10, Reihe 3, Schnitt 1. Vergr. 20:1. Durch den primären Boden der Nasenkapsel (die Lamina transversalis anterior) mit der Crista marginalis. Fenestra septi nasi.

Fig. 26. Stadium 46, Objecttr. 11, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 20:1. Durch die vordersten Abschnitte der Cristae marginales. Partes palatinae der Praemaxillaria.

hintere Abschnitt bildet einen einfachen platten Streifen, der frei endet, in grosser Entfernung von der Lamina transversalis posterior (Textfig. 15, 22—24). Zwischen den beiden Laminae transversales liegt die sehr lange Fenestra basalis, die der ursprünglichen Apertura nasalis interna entspricht (auf Fig. 15 nicht bezeichnet). Unter dieser ist, wie Seydel ausführlich dargestellt hat, die Bildung des secundären Gaumens nahezu vollendet, die Gaumenfortsätze der Oberkieferfortsätze haben sich in der Mittellinie bis auf das „Gaumenloch" vereinigt (s. Seydel). Und damit ist auch ein isolirter Knorpelherd sichtbar geworden, der in dem Oberkieferfortsatz medial von dem ventralen Rande der Nasenkapsel-Seitenwand liegt, ganz vorn, hinter dem primären Nasenboden. Der noch wenig ausgedehnte Herd besitzt rundlichen Querschnitt;

er ist die erste Anlage des Processus palatinus der Nasenkapsel, vorläufig aber noch selbständig. — Das Septum erstreckt sich als solide Knorpelplatte von der Caudalwand bis zum Kuppelknorpel, steht mit diesen beiden sowie mit dem Dach und den beiden Laminae transversales am Boden in Homocontinuität und hört nur im Bereich der Fenestra cribrosa (dorsal) sowie in dem der Fenestra basalis (ventral) mit freiem Rande auf. Ganz vorn findet sich in ihm eine Durchbohrung (Fenestra septi nasi, Textfig. 24, 25). Mit dem obersten Theil der Seitenwand seitlich von der Fenestra cribrosa steht die Radix anterior der Ala orbitalis, mit der Seitenwand und dem Dach vor der gleichen Fenestra die Commissura spheno-ethmoidalis in Homocontinuität. Zwischen diesen beiden Brücken und dem oberen Rand der Seitenwand bleibt die Fissura orbitonasalis, durch die der N. ophthalmicus aus der Orbita in den über der Fenestra cribrosa gelegenen Raum dringt (Textfig. 16). Seine Hauptfortsetzung dringt als N. lateralis nasi wieder durch das Foramen epiphaniale heraus, das im hinteren Theil der Nasenkapsel am Uebergang des Daches in der Seitenwand liegt (Textfig. 17).

Auch knorpelige Muschelbildungen sind auf diesem Stadium bereits erkennbar. In dem der Seitenwand ansitzenden Wulst des Maxilloturbinale (s. Seydel) liegt ein länglicher, auf dem Querschnitt rundlicher Knorpelstab, der von der Seitenwand noch durch eine dünne Schicht Bindegewebe getrennt ist (Textfig. 22). Das von Seydel angefertigte Modell zeigt ihn in toto (Textfig. 15). Ausserdem findet sich in dem vordersten Abschnitt des „Muschelwulstes“, der im hintersten Theil der Nasenhöhle liegt, ein länglicher Streifen, der sich durch den sehr jungen Charakter seines Knorpelgewebes deutlich von der Seitenwand absetzt, der er eng anliegt. Er stellt das erste Ethmoturbinale dar. In den beiden anderen Abschnitten des Muschelwulstes fehlt noch jede Skeleteinlagerung, dagegen ist eine solche vorhanden in dem Wulst, der vorn im Gebiet des Atrium an der lateralen Wand liegt (vergl. Seydel). In ihn springt eine mit der Decke zusammenhängende Leiste vor, die ich wegen ihrer Beziehung zum Atrium als Atrioturbinale bezeichnen werde.

Eine genauere Darstellung der Nasenkapsel wird bei Stadium 48 an der Hand des Modelles gegeben werden.

Visceralskelet. Die beiden Meckel'schen Knorpel sind nun an ihren distalen Enden unter einander vereinigt, in der Art, dass sie eine längere Strecke weit sich mit ihren medialen Seiten an einander legen und knorpelig mit einander verschmelzen. Nur die vordersten Enden ragen vor der Synchondrose frei vor. Am proximalen Ende eines jeden Meckel'schen Knorpels hat vor allem die Verknorpelung des Manubrium mallei Fortschritte gemacht; dasselbe erstreckt sich jetzt im Anschluss an den Meckel'schen Knorpel als längerer verjüngter Knorpelfortsatz ventral- und medialwärts und wölbt die laterale Wand des tubotympanalen Raumes medialwärts vor. Die solide Epithelmasse des äusseren Gehörganges, die bis an das Manubrium von lateral her vordringt, breitet sich hier an ihrem medialen Ende weiter aus; — ihre genauen Formverhältnisse habe ich nicht festgestellt.

An das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels, aus dem später der Hauptheil des Hammers hervorgeht, setzt von medial her der M. tensor tympani an, ventral von der Anlagerungsstelle an den Amboss. Der Hammerknorpel ist jetzt gegen früher schärfer von der Umgebung abgegrenzt, dadurch, dass sich auf seiner Oberfläche aus den Elementen des umgebenden Blastems das Perichondrium differenzirt. Eine Besonderheit der vorliegenden Serie ist, dass das Manubrium nebst einem kurzen proximalen Abschnitt des Meckel'schen Knorpels sich durch helle Färbung von dem übrigen Meckel'schen Knorpel unterscheidet. Der letztere hat in seiner grössten Länge eine dunkle rot-violette Färbung angenommen, während die vorhin genannten Partien ein helles Aussehen zeigen, da die Grundsubstanz ungefärbt geblieben ist. Weder das jüngere Stadium 45, noch die (älteren (47, 48) lassen diesen Unterschied erkennen, dessen Ursache mir unklar ist.

Der nun kräftiger und deutlicher gewordene Amboss liegt als dünne Knorpelplatte dorsal und medial von dem proximalen Ende des MECKEL'schen Knorpels und lehnt sich mit der lateralen Randpartie seiner Dorsalfläche an die Unterfläche der Crista parotica der Ohrkapsel. Die Abgrenzung beider Gebilde gegen einander an ihrer Berührungsstelle ist, zumal bei der horizontalen Schnittrichtung, sehr schwierig. Von medial her stösst das verjüngte laterale Ende des knorpeligen Stapes an den Amboss an. Auch gegen die Anlage des Hammers (d. h. das proximale Ende des MECKEL'schen Knorpels) wie gegen den Stapes ist die Abgrenzung des Incus sehr schwierig, da die Verbindung mit ihnen durch ein Gewebe von fast gleichem Charakter hergestellt wird. Speciell die Grenze zwischen Stapes und Incus ist auf mehreren Schnitten nicht genau anzugeben; beide Knorpelgebilde gehen durch Partien jüngeren Knorpelgewebes in einander über. Ich verweise daher bezüglich der Form der genannten Skeletstücke auf das Stadium 48.

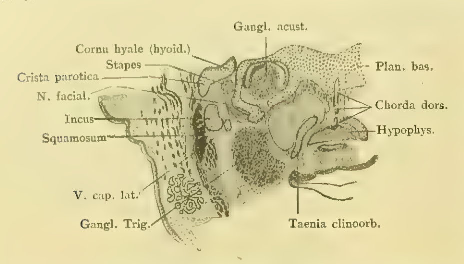


Fig. 27. Stadium 46, Objecttr. 4, Reihe 6, Schnitt 5. Vergr. 20:1. Durch die Pars inferior der Ohrkapsel. Uebergang der Crista parotica in das Cornu hyale des Zungenbeins. Unteres laterales Ende des Stapes.

Ueber den Stapes, der ja schon auf Stadium 45 gut verknorpelt war, ist kaum etwas Neues zu bemerken. Die wichtigste Veränderung betrifft das Gebiet der Ohrkapsel, dem er anliegt. Wie anderen Ortes geschildert, ist jetzt die Fenestra vestibuli von der Fenestra cochleae getrennt, die beiden Oeffnungen sind damit allseitig knorpelig umrandet. Das unverknorpelt gebliebene periotische Blastem im Bereich der Fenestra vestibuli hat den Charakter einer Bindegewebsmembran angenommen, die die Oeffnung verschliesst und von dem ihrer Aussenfläche anliegenden Stapeskopf gegen die Sacculuswandung vorgebuchtet wird.

Hyobranchialskelet. Auch im Verhalten des Hyobranchialskeletes zeigt Stadium 46 eine grosse Veränderung gegenüber Stadium 45: das Cornu hyale ist nun in seiner ganzen Länge knorpelig geworden und ausserdem mit der Crista parotica der Ohrkapsel knorpelig vereinigt. Die Verbindung des genannten Hornes mit dem Körper des Zungenbeins geschieht in der früheren Weise durch eine Gewebszone, die den Charakter eines sehr jungen Knorpels zeigt. Der untere, mittlere und obere Abschnitt des Hornes, deren Anordnung die gleiche ist wie früher, bilden einen homocontinuirlich knorpeligen Stab: es ist also die frühere blastematöse Strecke jetzt auch noch verknorpelt.

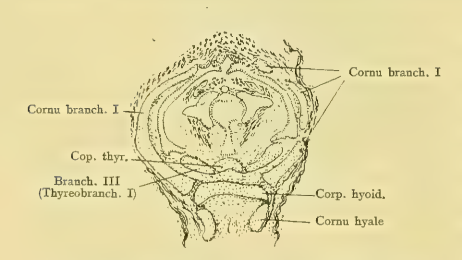


Fig. 28. Stadium 46, Objecttr. 6, Reihe 5, Schnitt 4. Vergr. 30:1. Anlagen des hyobranchialen Skeletcomplexes (des Zungenbeins).

Dorsalwärts steigt der Knorpelstab jetzt zunächst bis zum caudal-lateralen Umfang der Ohrkapsel auf, mit dem er zwischen der Fenestra vestibuli und der Fenestra cochleae durch eine dünne feste Bindegewebsschicht verbunden ist; hier biegt er dann lateralwärts um und geht homocontinuirlich in das hintere Ende der Crista parotica über (Textfig. 27). Ueber diesem letzten horizontal verlaufenden Verbindungsstück verläuft der Stamm des Facialis nach hinten; die Lücke, die medial durch die Ohrkapsel, lateral durch die Crista parotica, ventral durch das oberste Stück des Cornu hyale begrenzt wird, ist das Foramen stylomastoideum primitivum.

Ueber das knorpelige Corpus hyoidei ist nichts Neues zu sagen; dagegen hat das Cornu branchiale I Fortschritte in seiner Entwickelung gemacht. Es ist am lateralen Umfang des Pharynx in

dorsaler Richtung weiter gewachsen und wendet sich mit seinem freien hinteren Ende am Dorsalumfang des Pharynx medialwärts, dem Horn der anderen Seite zu (Textfig. 28). Von dem Zungenbeinkörper ist es jetzt noch schäfer abgesetzt; die schmale Trennungszone zeigt ein helles Aussehen und Kerne, die ganz abgeflacht und mit ihren Flächen parallel zu den Grenzflächen des Körpers und des Branchialhornes gestellt sind. Mit dem Ventralrand der hinteren Hälfte des ersten Branchialhorns ist das laterale Ende des ersten Thyreobranchiale (= Branchiale III) jetzt homocontinuirlich knorpelig verschmolzen.

Deckknochen.

Auf dem Stadium 46 sind fast alle Deckknochen angelegt, und es ist somit möglich, ihre ursprüngliche Topographie am Primordialcranium festzustellen. Bei der Wichtigkeit, die dieser Punkt besitzt, ist etwas genauer darauf einzugehen. Vorhanden sind: Parietale, Frontale, Squamosum, Nasale, Septomaxillare, Parasphenoid, Vomer, Praemaxillare, Maxillare, Palatinum, Tympanicum, Goniale, Mandibula. Das Pterygoid fehlt noch.

Parietale. Das Parietale ist als länglicher schmaler Deckknochen an der Aussenfläche des hinteren Theiles der Ala orbitalis gut ausgebildet. Es überragt den oberen Rand der Knorpelplatte eine Strecke weit ein wenig, ohne jedoch auf den Dorsalumfang des Cavum cranii überzugreifen. Es ist somit ganz lateral gelagert, und zwischen den beiderseitigen Parietalia ist das Cavum cranii ohne Skeletdecke. Mit anderen Knochen steht das Parietale noch nicht in Verbindung.

Frontale (Textfig. 14, 16—19). Ist ebenfalls durchaus lateral, in weiter Entfernung von der Mittellinie, gelagert und von geringer Ausdehnung. Es liegt der Aussenfläche der Commissura sphenoethmoidalis an und bedeckt auch noch den hintersten Theil des Daches der Nasenkapsel, dicht vor der Fenestra cribrosa. Den oberen Rand der Ala orbitalis und der spheno-ethmoidalen Commissur überragt es nur wenig, auf den dorsalen Umfang des Gehirnes greift es gar nicht über. Die Commissura sphenoethmoidalis deckt es in ganzer Höhe, so dass sein ventraler Rand die Fissura orbito-nasalis dorsal begrenzen hilft; vor dieser Fissura deckt es das Foramen epiphaniale (Textfig. 17). Der N. lateralis nasi, der durch dies Foramen hindurchtritt, kommt daher nach seinem Austritt aus der Nasenkapsel zunächst unter das Frontale zu liegen und zieht zwischen diesem und dem Knorpeldach der Nasenkapsel nach vorn. Der vorderste Theil des Frontale schiebt sich etwas unter das hintere Ende des Nasale herunter; abgesehen hiervon tritt das Frontale zu keinem anderen Knochen in Beziehung.

Squamosum (Textfig. 14, 16—21, 27). Das Squamosum bildet eine sagittal und vertical gestellte Knochenplatte, die mit ihrem hinteren Abschnitt lateral vom vordersten Theil der Ohrkapsel liegt und vorn stark verschmälert unterhalb des Auges endet. Somit liegt sie weit ab vom Cavum cranii und nimmt nirgends Antheil an der Begrenzung desselben. Ihre hintere Hälfte ist in verticaler Richtung ausgedehnt und liegt dem vorderen Theil der Crista parotica und der Prominentia semicircularis lateralis eng von aussen an, wird dagegen von dem präcapsulären Streifen der Commissura orbito-parietalis, der sich längs des Vorderrandes der Kapsel herabzieht, durch einen Zwischenraum getrennt, in den sich von vorn her der M. temporalis vorschiebt. Die vordere Hälfte des Knochens stellt einen stark verschmälerten Fortsatz, Processus zygomaticus, dar und bildet mit dem Proc. zygomaticus des Maxillare den Jochbogen, in der Weise, dass der Fortsatz des Squamosums mit seinem vorderen Ende dorsal vom Hinterende des Oberkieferfortsatzes liegt. Der ganze Knochen wird von einem Mantel verdichteten Bildungsgewebes umgeben, der mit den entsprechenden Gewebsmänteln in der Umgebung des Maxillare und der Mandibula zusammenhängt.

Nasale (Textfig. 18—22). Das Nasale ist ein Deckknochen auf dem hinteren Theil des Nasenkapseldaches. Sein hinteres schmales Ende liegt dem vordersten Rand des Frontale auf und wird durch diesen von dem Tectum nasi abgedrängt, der mittlere breiteste Theil liegt dem Nasenkapseldach direct auf und dehnt sich vom lateralen Rande desselben medialwärts aus, bleibt jedoch mit seinem medialen Rande noch beträchtlich von der Mittellinie entfernt, der vordere wieder verschmälerte Theil schiebt sich lateralwärts auf die Seitenwand der Nasenkapsel herab. Er bleibt vom oberen Rande des Maxillare wie vom hinteren Ende des Septomaxillare durch Zwischenräume getrennt. Der Knochen wird von einigen Oeffnungen durchsetzt, durch die Gefässe und Nervenästchen treten.

Der N. lateralis nasi, der, wie oben geschildert, nach seinem Austritt aus dem For. epiphaniale zwischen Frontale und Nasenkapseldach nach vorn zieht, setzt nach Aufhören des Frontale seinen Verlauf zwischen dem Nasenkapseldach und dem Nasale rostralwärts fort und tritt dann unter dem Vorderrande des letzteren hervor, um auf dem Dach der Nasenkapsel frei nach vorn weiter zu ziehen. Er theilt sich dabei in zwei Aeste, von denen der mediale sich, vorwärts verlaufend, zugleich medialwärts wendet und zu der Haut über dem vorderen Theil des Nasenkapseldaches sowie vor der Spitze der Nasenkapsel tritt, während der laterale mehr ventralwärts zieht und in der Umgebung der Apertura nasalis externa sein Ende findet.

Septomaxillare (Textfig. 23, 24). Der Knochen, den ich als Septomaxillare auffasse, ist ein schmaler Knochenstreifen an der Seite der Nasenkapsel, am hinteren und ventralen Umfang der Fenestra narina. Sein vorderster Theil liegt ventral von der Fenestra narina auf der lateralen Hälfte des breit nach der Seite vorspringenden Nasenkapselbodens, über den vorderen Umfang der eigentlichen Apertura nasalis externa nach vorn herausragend. Der hintere Theil steigt hinter der Fenestra narina an der Seitenwand der Nasenkapsel in die Höhe und endet in weiter Entfernung von der dorsalen Mittellinie und ebenso in einigem Abstand von dem Vorderrand des Maxillare und dem Vorderende des Nasale. Der Knochen steht somit zur Zeit noch mit keinem anderen in Verbindung. Der hinter der Fenestra narina aufsteigende Theil des Septomaxillare schiebt sich mit seinem Vorderrand etwas über den Hinterrand der Fenestra nach vorn vor, namentlich in dem ventralen Gebiet, doch dehnt er sich noch nicht weit genug in rostraler Richtung aus, um den Einschnitt zwischen dem Hinterrand der Fenestra und dem Proc. alaris superior ganz zu verschliessen. Diese Lücke bleibt vielmehr in der Hauptsache frei.

In eine wichtige Beziehung tritt das Septomaxillare noch zum Thränennasengang. Derselbe steht dicht vor dem Vorderrand der Fenestra narina mit dem Epithel der Nasenhöhle in Verbindung, schlägt sich dann, nachdem er vor dem genannten Rande lateralwärts getreten ist, um diesen herum nach hinten und läuft dann an der Seitenwand der Nasenkapsel caudalwärts. Schon gleich bei seinem Austritt aus der Nasenkapsel kommt er unter das Septomaxillare zu liegen (Textfig. 24) und bleibt von ihm auch eine Strecke weit bedeckt, um dann unter das Maxillare zu treten. Sein weiterer Verlauf wird an anderer Stelle zur Sprache kommen.

Parasphenoid (Textfig. 16—18). Der längliche Knochen, der der medialen Lamelle des Flügelfortsatzes anderer Säuger entspricht, und den ich als Parasphenoid auffasse, liegt mit seinem grösseren hinteren Abschnitt dem medialen Abschnitt der Ala temporalis an. Er lagert sich hier der medialen Fläche des nach abwärts gebogenen Theiles der Ala an und schmiegt sich besonders innig an den kleinen hier befindlichen Höcker (Processus pterygoideus), so innig, dass sogar eine Strecke weit eine trennende Bindegewebslage fehlt, und der Knochen sich somit in dem Verhältniss eines perichondralen Knochens zum Knorpel befindet. Der vordere Abschnitt des Knochens ragt über den Vorderrand der Ala temporalis hinweg nach vorn und besitzt keine näheren Beziehungen zur Schädelbasis mehr. Seine laterale Fläche blickt gegen die Orbitotemporalhöhle, speciell gegen das Ganglion spheno-palatinum. Das vorderste Ende

des Knochens ist gegen die hintere-untere Ecke der Nasenkapsel-Seitenwand gerichtet, erreicht dieselbe aber nicht. Mit seiner medialen Fläche blickt das Parasphenoid in ganzer Länge gegen die Schleimhaut des Ductus nasopharyngeus; sein ventraler Rand stützt sich auf das Palatinum.

Vomer (Textfig. 19—21). Deutlich vorhanden als ein schmaler, unter dem ventralen Rand der hinteren Hälfte des Septum nasi gelegener Knochenstreifen, der in seiner ganzen Länge paarigen Charakter erkennen lässt. Die hintere Hälfte besteht thatsächlich aus zwei divergirenden Knochenstreifen, die vordere ist einheitlich, aber auch hier sind die beiden Seitentheile kräftiger ausgebildet als die verbindende mediane Partie, die so den Eindruck macht, als ob sie erst später entstanden wäre als jene. Der vordere einheitliche Abschnitt, der bis nahe an das hintere Ende des Jacobson'schen Organes nach vorn reicht, ist ein platter Knochenstreifen, dessen Dorsalfläche gegen den Ventralrand des Septum nasi blickt und von diesem nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt wird. Die beiden schmalen paarigen Streifen, in die er sich caudalwärts fortsetzt, blicken zunächst auch noch mit ihrer Dorsalfläche gegen den ventralen Septumrand, entfernen sich dann aber divergirend lateralwärts vom Septum und stellen sich zugleich allmählich um, so dass sie schliesslich ihre früher dorsale Fläche medialwärts kehren. Die hintersten Enden beider Streifen liegen ganz lateral in dem Septumwulst, unmittelbar unter der Schleimhaut der Nasenhöhle, der sie ihre lateralen Flächen zukehren. Ihr dorsaler Rand liegt etwa in gleicher Höhe mit dem ventralen Rand des Knorpelseptums, ihre medialen Flächen werden durch die dicke Bindegewebsmasse des Septumwulstes von einander getrennt.

Praemaxillare (Textfig. 24—26). Das Praemaxillare bildet ein einheitliches Skeletstück, das unter und vor dem vordersten Theil der Nasenkapsel gelagert ist. Der vor der Nasenkapsel gelegene Abschnitt ist unpaar, die ventralen Abschnitte sind paarig. Die paarigen Abschnitte liegen an der Unterfläche des Nasenkapselbodens jederseits sehr weit lateral und besitzen jetzt hier eine ziemlich beträchtliche Ausdehnung in caudaler Richtung. Das hinterste Ende liegt nicht mehr am Nasenkapselboden, sondern ventral vom vorderen Ende des Maxillare (Textfig. 24). Nach vorn hin convergiren die beiderseitigen Knochenspangen und kommen dorsal von der Basis des Eizahnes zur Vereinigung in der Weise, wie es auf Stadium 44 ausführlich geschildert wurde. Der Eizahn befindet sich jetzt, wie Seydel bereits dargestellt hat, auf der Höhe seiner Entwickelung, besitzt keinen Epithelüberzug mehr, sondern ragt mit nackter Spitze, functionsfertig, aus dem Epithel der Umgebung hervor. Die Hartsubstanz, die seinen Kegelmantel bildet, geht wie früher continuirlich in die beiderseitigen am Mundhöhlendach gelegenen Abschnitte des Praemaxillare (oder der Praemaxillaria) über. Vor der Stelle, wo die Praemaxillaria durch die Basis des Eizahnes vereinigt werden, setzt sich ein jeder Knochen in einen Fortsatz fort, der, mit dem der anderen Seite convergirend, weiter nach vorn zieht und in einen unpaaren vor der Spitze der Nasenkapsel aufsteigenden Knochenpfeiler übergeht. Dieser durchaus einheitliche Knochenpfeiler, der Proc. praenasalis, lässt sich dorsalwärts bis in das Niveau des oberen Randes der Apertura nasalis externa verfolgen. Im Gegensatz zu früher lehnt er sich jetzt gegen den Kuppelknorpel der Nasenkapsel (der früher noch fehlte). Er endet in einiger Entfernung unterhalb der Caruncula.

Maxillare (Textfig. 19—24). Das Maxillare erscheint in der Hauptsache als Deckknochen an dem seitlichen und ventralen Umfang der Nasenkapsel. Schon jetzt lassen sich an ihm ein Körper sowie je ein Processus frontalis, Proc. palatinus und Proc. zygomaticus unterscheiden. Der Körper (Textfig. 22, 23) ist der durch seine Dicke ausgezeichnete Abschnitt des Maxillare, der den oberen Kieferrand bildet und den Canalis infraorbitalis umschliesst. Er liegt am unteren Rande der Nasenkapsel-Seitenwand, etwa dem mittleren Längendrittel der Kapsel entsprechend; im Anschluss an ihn steigt an der Aussenfläche der Nasenkapsel-Seitenwand der eine breite Platte darstellende Processus frontalis in die Höhe, während

der Processus palatinus zur Zeit noch einen sehr schmalen Streifen bildet, der unter dem Ventralrand der Nasenkapsel-Seitenwand in den secundären Gaumen hinein medialwärts vorspringt. Wegen der sehr geringen Breite des Fortsatzes besteht zwischen den beiderseitigen noch ein weiter Zwischenraum. Der Processus zygomaticus endlich stellt eine dünne caudalwärts gerichtete Verlängerung der lateralen Wand des Körpers dar, die sich weit nach hinten erstreckt und mit ihrem hintersten Abschnitt sich an die Ventralfläche des Processus zygomaticus ossis squamosi hinschiebt, mit diesem schon jetzt den Jochbogen bildend (Textfig. 19—21). Der Canalis infraorbitalis, der von dem Körper des Maxillare umschlossen wird, ist hinten wie vorn weit geöffnet: hinten tritt der N. maxillaris als N. infraorbitalis in ihn ein, vorn verlässt er ihn, in zwei Aeste getheilt (Textfig. 24). Durch Foramina maxillo-facialia (in der lateralen Wand) und Foramina maxillo-palatina (in der ventralen Wand) treten ausserdem Aeste des Infraorbitalis aus dem Kanal heraus. Das Genauere hierüber wird bei der Schilderung des Stadium 48 zur Sprache kommen.

Was die Beziehungen des Maxillare zu anderen Knochen anlangt, so blickt der obere Rand des Processus frontalis gegen das Nasale, bleibt aber von diesem noch durch einen Zwischenraum getrennt; auch zwischen dem Maxillare und dem vor ihm gelegenen Septomaxillare besteht noch ein kleiner Abstand. Dagegen sind die Beziehungen zu dem Palatinum, Praemaxillare und Squamosum schon innigere: der Proc. palatinus des Maxillare schiebt sich hinten auf die Ventralfläche des Palatinums herauf und wird selbst vorn von dem hinteren Ende des Praemaxillare ventral überlagert (Textfig. 24), während der Proc. zygomaticus des Maxillare bis an die Ventralfläche des Proc. zygomaticus oss. squamosi nach hinten reicht.

Palatinum (Textfig. 17—21). Ist gut ausgebildet; in der Hauptsache ein länglicher schmaler platter Knochen, der am Mundhöhlendache im secundären Gaumen gelagert ist. Sein vorderer Theil liegt dem ventralen Rande des hinteren Theiles der Nasenkapsel-Seitenwand eng an und wird selbst von dem Processus palatinus des Maxillare eine Strecke weit unterlagert; sein hinterer ganz schmaler Abschnitt liegt ventral von dem Parasphenoid, durch dieses von der Schädelbasis abgedrängt. Durchweg ist es die laterale Randpartie des Palatinums, die den genannten Skelettheilen anliegt, die medialwärts frei vorspringende Partie blickt mit ihrer Dorsalfläche gegen den Boden der Nasenhöhle und (weiter hinten) gegen den des Ductus nasopharyngeus. Die Ventralfläche des Palatinums blickt in ganzer Ausdehnung gegen das Dach der Mundhöhle. Der Knochen besitzt noch durchaus laterale Lage; die beiderseitigen bleiben durch einen grösseren medianen Zwischenraum von einander getrennt. An dem vorderen Abschnitt des Knochens, der dem unteren Rand der Seitenwand der Nasenkapsel anliegt, ist der laterale Rand etwas aufwärts gebogen und bildet so eine schmale Leiste, die der Nasenkapsel-Seitenwand von aussen anliegt. Sie ist die erste Andeutung der später stärker auswachsenden Pars perpendicularis (Textfig. 19). Schon auf diesem Stadium fällt auf, dass das Palatinum dem Knorpel der Nasenkapsel-Seitenwand stellenweise ganz innig, ohne trennendes Bindegewebe anliegt. — Das Palatinum wird von mehreren Foramina und Kanälen durchsetzt. Von lateral her dringen zwei Foramina in den Knochen ein, die vorn an der Basis der Pars perpendicularis gelagert sind: das vordere Foramen sphenopalatinum und das hintere Foramen pterygopalatinum. Beide sind rechts wie links durch eine feine Knochenbrücke von einander getrennt, ein Verhalten, das besonders hervorgehoben sei, weil manche späteren Stadien die beiden noch vereinigt zeigen. Das vordere Foramen sphenopalatinum ist dorsal noch nicht vollständig knöchern begrenzt, stellt somit mehr eine Incisura sphenopalatina dar, die ihren Abschluss erst durch den Ventralrand der knorpeligen Nasenseitenwand erhält (Textfig. 20). Das Foramen führt einerseits unter diesem Rande in die Nasenhöhle, andererseits nach rückwärts in das Palatinum selbst, das somit einen Kanal, Canalis pterygopalatinus, enthält. Das hintere Foramen pterygopalatinum führt nur in diesen Kanal, der sich

durch ein an der Ventralfläche des Palatinums gelegenes grosses Foramen palatinum (commune) gegen das Mundhöhlendach öffnet (Textfig. 19). Nerven und Gefässe, auf die erst später genauer eingegangen werden wird, benutzen die genannten Oeffnungen des Palatinums zum Durchtritt.

Tympanicum (Textfig. 17, 18). Das Tympanicum ist noch sehr klein, aber durchaus deutlich erkennbar. Es liegt hinter und unter dem Meckel'schen Knorpel, in einiger Entfernung ventral von dem Gelenkende desselben, zugleich ein wenig medialwärts verschoben. Reconstruirt man sich in der Vorstellung aus den Schnittbildern seine Form, so erhält man eine schmale Knochenspange, die im Wesentlichen horizontal und longitudinal gelagert ist, ihr hinteres Ende etwas medial-, ihr vorderes etwas lateralwärts kehrt und an diesem vorderen Ende sich in einen kurzen lateralwärts gerichteten und etwas aufsteigenden Fortsatz umbiegt. Der ganze Knochen stellt so einen kleinen Bogen dar, dessen Concavität nach hinten, aussen und etwas nach oben blickt. Mit dieser Concavität umzieht er (von medial, unten und vorn her) den unteren Theil der Anlage des Trommelfelles, d. h. die verdichtete Gewebspartie, die sich zwischen dem erweiterten blinden Endabschnitt des tubotympanalen Raumes (medial) und dem medialen Ende der soliden, die Anlage des äusseren Gehörganges darstellenden Epithelmasse findet.

Goniale (auf den abgebildeten Schnitten nicht getroffen). Am medialen Umfang des Meckel'schen Knorpels, in kurzer Entfernung vor dem Gelenkende desselben, findet sich, nur in wenigen Schnitten erkennbar, ein kleiner, aus zackigen Bälkchen bestehender Knochenherd, die Anlage des Goniale, d. h. des späteren Processus anterior s. Folianus des Hammers. (Bezüglich des Namens siehe Theil II.) Von dem etwas mehr medial und caudal gelegenen Tympanicum wird das Goniale nur durch einen geringen Zwischenraum getrennt.

Mandibula (Textfig. 17—22, 24, 25). Die Mandibula liegt in der Hauptsache als kräftiger langer und schmaler Deckknochen dem Meckel'schen Knorpel an; vorn springt sie sogar noch etwas über das rostrale Ende desselben vor. Nur caudalwärts folgt sie dem Knorpel nicht bis zu seinem proximalen Ende, sondern entfernt sich von ihm, um dorsal-lateralwärts gegen den unteren Rand des Squamosums hin abzubiegen. Das etwas verdichtete Bildungsgewebe, das den Knochen, wie es bei allen Deckknochen der Fall ist, umgiebt, nimmt gegen sein proximales verjüngtes Ende hin an Dicke und Dichtigkeit zu und umgiebt das letztere als dickes Lager, an das von vorn-medial der M. pterygoideus externus, von hinten her der M. detrahens mandibulae herantreten, der Pterygoideus an das oberste Ende, der Detrahens in einiger Entfernung davon. Das oberste Ende jenes Bildungsgewebes geht in den Bindegewebsmantel des Squamosums über, bis in dessen Nähe die Mandibula jetzt emporgewachsen ist. — Was die Lage des Unterkiefers zum Meckel'schen Knorpel anlangt, so findet man ihn hauptsächlich dorsal von demselben, und nur in seiner vorderen Hälfte auch an den lateralen Umfang herabgreifend. Endlich mag noch erwähnt sein, dass die vordere Hälfte der Mandibula schon jetzt einen Canalis mandibularis umschliesst, in den hinten, von der medialen Seite des Knochens aus, der N. alveolaris inferior eintritt, um ihn vorn, in kurzer Entfernung hinter der Spitze, wieder zu verlassen. Genauer werden die Formverhältnisse des Knochens, das Verhalten des Kanales und seiner Foramina, sowie die Kiefermuskeln bei Stadium 48 geschildert werden.

Beuteljunges No. 47.

Der das Stadium 47 repräsentirende Embryo ist in manchen Punkten der Skeletentwickelung schon weiter vorgeschritten, als man nach seiner allgemeinen Stellung zwischen 46 und 48 erwarten sollte. So finden sich schon gut entwickelte perichondrale Knochenlamellen an den Bogen des Atlas und des Epistropheus, an den Occipitalpfeilern und dem Tectum posterius, während dieselben auf Stadium 48 noch

mehr zurück sind oder ganz fehlen. Allerdings ist die Färbung der Schnitte gerade für die Erkennung des Knochens sehr günstig: die Knorpelpartien haben einen blassvioletten, die Knochen einen hellgelben Ton angenommen, so dass beide Gewebe gegen einander wie gegen das Bindegewebe (Perichondrium) scharf abgrenzbar sind. Auf eine genaue Darstellung aller Einzelheiten verzichte ich, da die Serie in den meisten Punkten dieselben Verhältnisse zeigt wie die später ausführlich zu schildernde Serie 48a.

Occipitalregion. Die Basalplatte zeigt das frühere Verhalten; über die Chorda sind Angaben nicht möglich, da die kritischen Partien aus den Schnitten ausgefallen sind. Die Occipitalpfeiler haben in ihrer unteren Partie noch mehr an Ausdehnung in sagittaler Richtung gewonnen, und am lateralen Umfang eines jeden findet sich jetzt eine auf den hinteren Rand auslaufende stark convexe Vorwölbung: der Condylus hat sich also jetzt in transversaler Richtung verdickt und kehrt eine stark convexe Oberfläche nach aussen, gegen die Pfanne an der Massa lateralis (Textfig. 15 meiner früheren Abhandlung). Abgesehen hiervon hat sich die Configuration der Region nicht verändert. Aber wie an den ersten Wirbeln, so hat jetzt auch an ihr bereits die Verknöcherung begonnen. Und zwar sind drei Ersatzknochen-Anlagen nachweisbar: die der beiden Pleurooccipitalia und die des Supraoccipitale. In kurzer Entfernung über der Atlanto-Occipital-Verbindung wird ein jeder Occipitalpfeiler an seinem Hinterrand eine Strecke weit von einer perichondralen Knochenscheide umsäumt, die sich auf die mediale Oberfläche des Knorpels etwas weiter ausdehnt als auf die laterale. In dorso-ventraler Richtung ist diese Knochenlamelle, die die erste Anlage des Pleurooccipitale darstellt, noch nicht sehr ausgedehnt. Die Anlage des Supraoccipitale ist unpaar und wird repräsentirt durch eine perichondrale Knochenlamelle, die den hinteren Rand des Tectum posterius in ziemlich beträchtlicher Breite umsäumt und von hier auf die dorsale und mediale Oberfläche desselben übergreift.

Fig. 29.

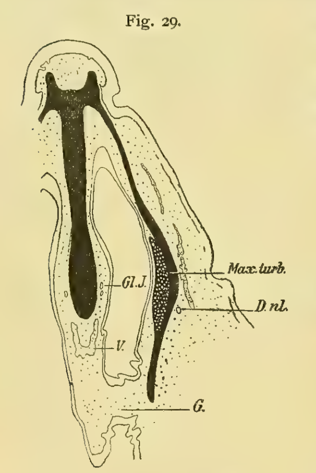


Fig. 30.

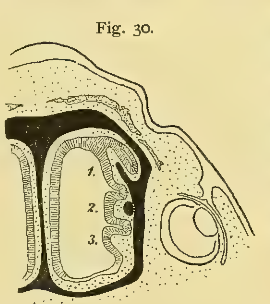


Fig. 29. Horizontalschnitt durch das Cavum nasale von Embryo 47. Der Schnitt geht durch das Maxilloturbinale, dessen knorpelige Grundlage weiss punctirt ist. *Gl.J.* Glandula Jacobsonii; *D.nl.* Ductus nasolacrimalis; *V* Vomer; *G* Gaumen. Vergr. 33 : 1. Nach SEYDEL.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch den obersten Theil der Nasenhöhle von *Echidna*-Embryo 47. *1, 2, 3* bedeuten die 3 Abtheilungen des Muschelwulstes. In den 2 vorderen derselben die Anlagen zweier Ethmoturbinalia. Vergr. 33 : 1. Nach SEYDEL.

Abgesehen von dieser Knochenanlage des Supraoccipitale bietet die Oticalregion nichts besonders Erwähnenswerthes. Auch auf die Orbitotemporalregion brauche ich nicht einzugehen. Dagegen mögen aus dem Bereich der Ethmoidalregion einige der wichtigsten Veränderungen gegenüber dem Stadium 46 angeführt werden. Die Cartilago paraseptalis hat sich in ihrem vorderen Abschnitt stärker umgerollt und ist auf eine kurze Strecke weit sogar schon zur Röhre geschlossen. Der „Processus palatinus“, der vorher noch ein rundlicher Stab war, hat an seinem medialen Umfang einen Zuwachs erfahren, so dass nun eine Knorpelplatte zu Stande gekommen ist, die sich in der Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes bis nahe an die Mittellinie erstreckt. Die Platte ist aber noch ganz isolirt. — Die Knorpelleiste des Maxilloturbinale ist mit der Seitenwand in grosser Ausdehnung verschmolzen, aber durch den jugendlichen Knorpelcharakter noch von ihr unterscheidbar. Sehr beträchtlich vergrössert erscheint

das erste Ethmoturbinale, das jetzt eine homocontinuirlich mit der Seitenwand verschmolzene stark vorspringende Leiste darstellt. Zu ihm hat sich jetzt noch ein zweites Ethmoturbinale hinzugesellt, das als rundlicher Knorpelstab der mittleren Abtheilung des Muschelwulstes eingelagert ist. Es liegt der Seitenwand eng an, ohne jedoch mit ihr verschmolzen zu sein. (Siehe die nach SEYDEL copirten Textfigg. 29 und 30.)

Auf das Visceralskelet brauche ich nicht besonders einzugehen.

Was die Knochen anlangt, so wurde schon oben der jetzt vorhandenen Ersatzknochen-Anlagen gedacht. Aus dem Bereiche der Deckknochen ist hervorhebenswerth die wichtige Veränderung, die sich am Praemaxillare abgespielt hat: der Eizahn ist jetzt völlig verschwunden, und damit fehlt auch die Verbindung, die bisher zwischen den beiden paarigen Abschnitten des Praemaxillare am Mundhöhlendache bestand. Ein rundlicher Haufen kleiner runder und eckiger Kerne bezeichnet die Stelle, wo jene Verbindung früher bestand. Im Uebrigen besteht der Knochen nach wie vor aus der unpaaren Pars praenasalis und den beiden paarigen Partes palatinae.

Beuteljunge No. 48 und 48a.

Wie p. 542 und in der früheren Veröffentlichung erwähnt wurde, erhielt ich den hier kurz mit 48a bezeichneten Embryo in unversehrtem Zustande. Vorher schon hatte ich von der Serie 48 ein Modell hergestellt und von zahlreichen Schnitten Abbildungen anfertigen lassen. Von diesem Modell gab ich Abbildungen in früheren Veröffentlichungen. Leider macht sich an ihm, namentlich an seinen hinteren Partien, der Mangel einer Definirebene sehr unangenehm geltend; die Schnitte der Occipital- und Oticalregion sind, wie sich nachträglich herausstellt, falsch auf einander gesetzt, und das ganze Modell ist in dieser Gegend stark zusammengeschoben und verkürzt, giebt also die thatsächlichen Verhältnisse nicht ganz richtig wieder. Aus diesem Grunde entschloss ich mich, auch noch von dem Stadium 48a ein Modell herzustellen. Da ich den betreffenden Embryo in unversehrtem Zustand erhielt, so konnte ich beim Schneiden eine Definirebene anbringen und erhielt so ein Modell, das die natürlichen Verhältnisse richtiger wiedergiebt als das oben erwähnte. Das Stadium ist etwas jünger als Stadium 48. Trotzdem möchte ich beide Stadien zusammen besprechen, und zwar in der Weise, dass ich der Schilderung das Modell 48a zu Grunde lege, im Uebrigen aber auch die — schon früher hergestellten — Querschnittsbilder von 48 verwende. Wo zwischen beiden Stadien Abweichungen bestehen, sind dieselben natürlich besonders hervorgehoben. Für die Ethmoidalgegend habe ich auch das Modell 48 benutzt; gerade diese Gegend des Modells darf als richtig betrachtet werden, wie sich aus einem Vergleich beider Modelle ergiebt. (Das hängt mit der Schnittrichtung zusammen, die in der Ethmoidalregion rein quer ist und erst weiter hinten, in Folge der Krümmung des Embryo, immer mehr schräg wird.)

Primordialcranium.

Occipitalregion. Die durchgehends solide und kräftige Basalplatte schliesst hinten in der Mittellinie mit einem caudalwärts leicht concaven Rande (Incisura intercondyloidea) ab, neben dem die auf den lateralen Abschnitt der Region sich fortsetzenden Condyli occipitales caudalwärts vorspringen (Taf. LXIX, Fig. 7). Der laterale aufsteigende Abschnitt der Occipitalregion, der Occipitalpfeiler, geht aus der Basalplatte als eine dicke, besonders aber in sagittaler Richtung ziemlich breite Knorpelplatte hervor, die ihre eine Fläche medial- und etwas vorwärts, die andere lateral- und etwas rückwärts kehrt (Taf. LXX, Fig. 8). Die letztere ist in ihrer hinteren Partie lateralwärts convex vorgewölbt und bildet so den Condylus occipitalis (Taf. LXXI, Fig. 10). Eine scharfe Abgrenzung des Condylus gegen die übrige laterale Oberfläche des Occipitalpfeilers ist am Modell nicht erkennbar, doch reicht die erwähnte Convexität ziemlich hoch in der seitlichen Begrenzung des Foramen occipitale magnum empor. Zwischen dem ventralen dicken Anfangsabschnitt des Occipitalpfeilers und der caudalen Wand der Ohrkapsel

findet sich das ovale Foramen jugulare (Hypoglossus und Vagusgruppe). Ueber diesem Foramen ist der Occipitalpfeiler mit dem caudalen Umfang der Ohrkapsel verschmolzen, wodurch eben das Foramen seine dorsale Begrenzung erfährt. Der Condylus erstreckt sich noch über das Foramen jugulare empor. Dorsal von dem Condylus steigt dann der Occipitalpfeiler als breite, aber etwas dünne Knorpelplatte auf, die mit der Ohrkapsel und mit der an die letztere sich anschliessenden Supracapsularplatte völlig verschmolzen ist. Ueber diese und das sich anschliessende Tectum posterius s. Oticalregion.

Die perichondralen Knochenlamellen, die die Bildung der Pleurooccipitalia und des Supraoccipitale einleiten, sind schwächer entwickelt als in dem vorigen Stadium.

Die Chorda dorsalis ist auf Stadium 48 und 48a noch, wenn auch in reducirtem Zustand, erkennbar. Sie tritt (Stadium 48a) unter sehr starker Knickung aus dem Dens epistrophei (dessen vorderes Ende der Schädelbasis aufliegt), bedeckt von den Ligg. alaria auf die Basalplatte und zieht hier dicht unter dem Perichondrium nach vorn, das letztere stellenweise emporwölbend. Sie zeigt einen flach-ovalen Querschnitt und besteht aus einer Hülle, in der einige grosse peripher gelegene Kerne und im Innern Zerfallsmassen erkennbar sind.

Oticalregion. Das Modell lässt namentlich in der Ventralansicht (Taf. LXIX, Fig. 7) sehr gut die Verschmälerung erkennen, die die Basalplatte im Gebiet der Regio otica durch die von beiden Seiten her vordringenden Partes cochleares der Ohrkapseln erfährt. Die Pars otica der Basalplatte geht durchaus homocontinuirlich in die Kapseln über, ebenso wie sie sich nach hinten in die Basis der Occipitalregion, nach vorn in die der Orbitotemporalregion ohne Grenze und Unterbrechung fortsetzt.

Die Chorda dorsalis zeigt sich auf Stadium 48a schon sehr reducirt, streckenweise sogar zu Grunde gegangen, so dass sie in mehrere Stücke zerlegt ist. Von der Occipitalregion aus (s. diese) setzt sich ihr hinterster Abschnitt auf die Basis der Oticalregion fort; dann folgt eine Unterbrechung und alsdann ein neuer, nicht sehr langer Abschnitt. Diese beiden liegen auf der Knorpelplatte dicht unter dem Perichondrium, das sie streckenweise vorwölben. Dagegen ist der vorderste Abschnitt in die Knorpelplatte eingesenkt, und das Perichondrium zieht glatt über ihn hinweg. Das vorderste Ende der Chorda tritt frei in den hintersten dellenartig vertieften Abschnitt der Fossa hypophyseos, wendet sich hier aufwärts gegen die Hypophyse und endet in innigem Contact mit dem caudal-ventralen Umfang derselben.

Ohrkapsel. Die Knorpelkapsel, die das häutige Labyrinth umgiebt, ist medialwärts gegen das Cavum cranii noch weit offen, hat im Uebrigen aber der Hauptsache nach fast die Vollständigkeit des definitiven Zustandes erreicht. Ihr längster Durchmesser ist der dorso-ventrale, der jedoch nicht genau vertical steht, sondern schräg, von dorsal und lateral nach ventral und medial (Taf. LXXI, Fig. 11 und 12). Das entspricht der Form des häutigen Labyrinthes, das auch in dieser Richtung seine grösste Ausdehnung besitzt: die höchste Erhebung wird an ihm durch die Convexität des vorderen Bogenganges gebildet, die tiefste Stelle durch den ventralen Umfang des Ductus cochlearis. Letzterer, der Ductus cochlearis, nimmt in der Hauptsache einen ziemlich steilen Verlauf von oben nach unten (Taf. LXXII, Fig. 17, 18), nur sein unterster Abschnitt krümmt sich etwas nach vorn, und so dehnt sich denn auch der unterste Theil der Ohrkapsel noch eine Strecke weit nach vorn hin aus (Taf. LXXII u. LXXIII, Fig. 20, 21). Dorsalwärts reicht eine jede Kapsel nicht ganz bis zur Mitte der Höhe des Craniums empor, nimmt also nur in der unteren Hälfte des Cavum cranii Antheil an der Seitenbegrenzung desselben, während die letztere in der oberen Hälfte durch die Lamina supracapsularis zu Stande kommt.

Die knorpelige Ohrkapsel ist nicht frei, sondern steht ventral, dorsal, hinten und vorn mit anderen Theilen des Knorpelschädels in homocontinuirlichem (knorpeligem) Zusammenhang. Ventral geht der Knorpel, und zwar medial, hinten und vorn, in den der Basalplatte über, dorsal schliesst sich die Supra-

capsularplatte an die Kapsel an. Der caudale Umfang der Kapsel ist in seinem obersten Abschnitt mit der Pila occipitalis verschmolzen, in seinem untersten Theil geht er, wie schon gesagt, in die Basalplatte über, während in einem mittleren Gebiet (der unteren Hälfte der Pars superior entsprechend) das Foramen jugulare (metoticum) die Ohrkapsel von dem Skelet der Occipitalregion trennt. Am vorderen Kapselumfang liegen die Dinge ähnlich: an seinen obersten Abschnitt schliesst sich rostralwärts ein präcapsularer Streifen der Commissura orbitoparietalis, an seinen untersten Theil der Knorpelboden der Orbitotemporalregion (die Ala temporalis) an, und dazwischen liegt ein Gebiet, das die Fenestra sphenoparietalis begrenzen hilft, soweit es nicht durch die präfaciale Commissur davon ausgeschlossen wird (siehe unten).

Die dorsale grössere Kapselhälfte umschliesst den Utriculus mit den drei Bogengängen, die ventrale kleinere den Sacculus mit der Cochlea. Unterscheidbar sind ferner: eine laterale, mediale, vordere, hintere Wand, sowie eine dorsale Kante.

Die laterale Wand, die zugleich die laterale Wand des ganzen Chondrocraniums in der Oticalregion darstellt, wird durch die etwa horizontal verlaufende Abgangslinie der Crista parotica in eine obere und eine untere Hälfte getheilt. Die obere steht etwa vertical, sie bildet, auf den Innenraum bezogen, die laterale Wand des Kapselgebietes, in dem die Bogengänge und der Utriculus liegen (Taf. LXXI, Fig. 11, 12; Taf. LXXII, Fig. 17—19). Die Lage des lateralen Bogenganges ist durch einen leichten horizontal verlaufenden Wulst, Prominentia semicircularis lateralis, angedeutet, über dem die Seitenwand eine leichte Einsenkung zeigt (Taf. LXX, Fig. 8). Von den beiden anderen Bogengängen macht sich nur noch der hintere seiner Lage nach einigermaassen bemerkbar: diese entspricht dem etwa vertical verlaufenden Wulst, mit dem die seitliche Ohrkapselwand hinten aufhört und in die hintere übergeht. Der Wulst kann somit als Prominentia semicircularis posterior bezeichnet werden. Die Lage des vorderen Bogenganges ist von aussen nicht genau bestimmbar, da der ihn begrenzende Abschnitt der Seitenwand durch ihn nicht in toto vorgewölbt wird. Entsprechend der oben erwähnten Depression über der Prominentia semicircularis lateralis ist die laterale Kapselwand zu der in das Innere des Kapselraumes vorspringenden Massa angularis verdickt, die den von den drei häutigen Bogengängen eingeschlossenen Winkel ausfüllt (Taf. LXXI, Fig. 11, 12). An die Prominentia semicircularis lateralis schliesst sich die eigentliche Crista parotica an, die ventralwärts herabtritt, sich dann aber medialwärts umbiegt und mit freiem medialen Rande aufhört. Aus ihrem hintersten Abschnitt geht der REICHERT'sche Knorpel homocontinuirlich hervor. Der Raum zwischen Crista und Ohrkapsel mag Sulcus facialis heissen (allgemeiner wäre: Cavum paroticum); er enthält ausser dem Facialis aber auch noch die Vena capitis lateralis. Diese liegt sogar in der Tiefe des Sulcus, während die Lage des Nerven eine oberflächlichere ist (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXXI, Fig. 10, 11; Taf. LXXII, Fig. 17, 18).

Die untere Hälfte der lateralen Ohrkapselwand, von der Crista parotica an ventralwärts, gehört der Pars inferior an, die den Sacculus und den Ductus cochlearis beherbergt. Sie steht schräg geneigt, so dass sie nach aussen und abwärts blickt, und biegt ohne scharfe Grenze in den Kapselboden um. Ihre Ausdehnung in der Richtung von vorn nach hinten ist nur gering. Als wichtigste Bildung zeigt dieser Abschnitt der lateralen Wand die ziemlich grosse, rundliche Fenestra vestibuli, die von dem Stapes verschlossen wird (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXXI, Fig. 11, 12: Taf. LXXII, Fig. 17, 18).

Ueber den Boden der Kapsel ist wenig zu sagen. Er bildet die laterale Fortsetzung der Basalplatte, ist jedoch ventralwärts vorgewölbt (Prominentia cochlearis). In die laterale, mediale, vordere und hintere Wand geht er ohne scharfe Grenzen über.

Die Hinterwand der oberen Kapselhälfte, die das Cavum semicirculare posterius caudal abschliesst, ist ausgedehnter als die der unteren Hälfte, blickt direct caudalwärts und hat etwa dreieckige Gestalt

(Taf. LXXI, Fig. 10). Längs ihres lateralen, etwa vertical stehenden Randes biegt sie in die Seitenwand um; von ihrem medialen Rande, der schräg von dorsal und lateral nach ventral und medial verläuft und in die mediale Wand umbiegt, ist die obere Hälfte zugleich das Verwachsungsgebiet mit dem Occipitalpfeiler, während die untere Hälfte frei ist und das Foramen jugulare von vorn begrenzt. An dem unteren quer verlaufenden Rande endlich biegt die Hinterwand des oberen Kapselabschnittes etwas nach vorn um, um dann wieder abwärts in die caudale Wand des unteren Kapselabschnittes umzuknicken. Diese letztere ist länglich und schmal und biegt in den Boden, die mediale und laterale Wand der Kapsel ohne scharfe Grenze um. Medialwärts hängt sie mit der Basalplatte zusammen, abgesehen von dem obersten Abschnitte des medialen Randes, der noch an der Begrenzung des Foramen jugulare theilnimmt. Als wichtigste Bildung zeigt diese Hinterwand der unteren Kapselhälfte die Fenestra cochleae, die sich ganz oben, an ihrem oberen Rande findet. Dieselbe liegt somit hinter der viel grösseren Fenestra vestibuli; ihre Ebene schneidet sich aber mit der der letzteren rechtwinklig: die Fen. cochleae liegt in der Hinterwand, die Fenestra vestibuli in der Seitenwand der Ohrkapsel. Die Fenestra cochleae liegt zugleich lateral von dem Foramen jugulare.

Was den vorderen Abschluss der Ohrkapsel anlangt, so ist für die obere Kapselhälfte ein solcher in Form einer Vorderwand vorhanden, die ähnlich wie die Hinterwand dreiseitig ist, und an deren oberen Abschnitt sich die Commissura orbitoparietalis mit einem besonderen präcapsulären Streifen anfügt. Von der unteren Kapselhälfte besitzt der unterste Theil, das eigentliche Cavum cochleare, einen vorderen Abschluss, der dadurch zu Stande kommt, dass der Boden wie die Decke des Cavums in einander und in die knorpelige Basalplatte und die Ala temporalis übergehen. Der mittlere Theil der Kapsel, in dem der Sacculus liegt, erhält seinen vorderen Abschluss durch die präfaciale Commissur, d. h. einen Knorpelstreifen, der von der Vorderwand der oberen Kapselhälfte ventralwärts zieht und in den vordersten Abschluss der Schneckenkapsel übergeht. Diese Commissur bildet die vordere Begrenzung der später noch zu besprechenden grossen Lücke der medialen Ohrkapselwand, in deren Bereich das Ganglion acustico-faciale liegt; sie bildet zugleich zusammen mit der Seitenwand der Ohrkapsel eine runde Oeffnung, das Foramen faciale, durch das der Facialis nach seinem Ursprung aus dem Ganglion den Kapselraum verlässt (Taf. LXXI, Fig. 11).

Die dorsale Kante der Ohrkapsel ist nirgends scharf erkennbar, da sich an sie die Lamina supracapsularis anschliesst.

Am unvollständigsten ist, wie schon gesagt, auf diesem Stadium noch die mediale, dem Cavum cranii zugekehrte Wand der Ohrkapsel. Sie wird von einer sehr grossen Lücke eingenommen, die sich durch beide Abschnitte der Kapsel hindurch erstreckt (Taf. LXXI, Fig. 12). Im oberen Abschnitt reicht sie bis an die dorsale Kante der Kapsel empor, so dass der Sinus superior utriculi und auch noch kleine Abschnitte des vorderen und hinteren Bogenganges ohne mediale Knorpelwand sind; vor und hinter ihr findet sich dagegen eine solche: der vordere Bezirk schliesst das Cavum semicirculare anterius und den vorderen Theil des Cavum vestibulare gegen das Cavum cranii ab, der hintere bewirkt den medialen Abschluss des Cavum semicirculare posterius und des hinteren Theiles des Cavum vestibulare. Im Gebiet der unteren Kapselhälfte ist hinter der grossen Lücke ein schmaler Innenwandbezirk vorhanden: die schon frühzeitig aufgetretene Commissura basivestibularis; ferner erhält der untere Theil des Cavum cochleare, ventral und vor der grossen Lücke, einen medialen Knorpelabschluss durch eine Wand, die in directem Zusammenhang mit der Basalplatte steht und fast horizontal gestellt ist (Taf. LXXI, Fig. 11, 12). Vor der Lücke geht sie durch die niedrige Vorderwand des Cavum cochleare in den Boden des letzteren über, wodurch das letztere vorn zum blinden Abschluss kommt. Boden und mediale Wand des Cavum cochleare

erscheinen auf Querschnitten durch die Kapsel wie zwei Lamellen, in die sich die Basalplatte an ihrem lateralen Rande spaltet (Taf. LXXII, Fig. 17, 18). In dem Gebiet der Kapsel, das den Sacculus und den Anfangstheil des Ductus cochlearis beherbergt, ist dagegen noch keine Innenwand vorhanden.

Im Bereich der geschilderten grossen Lücke, die sich durch beide Abschnitte der Ohrkapsel-Innenwand hindurch erstreckt und vorn erst durch die präfaciale Commissur begrenzt wird, tritt der Ductus endolymphaticus aus der Kapsel heraus, und ferner liegt in ihrer unteren Hälfte das grosse Ganglion acusticofaciale, von dem weiterhin der Facialis und die Acusticusäste abgehen, jener um durch das Foramen faciale nach aussen zu treten, diese, um in den Innenraum der Ohrkapsel einzudringen. Der Facialis ist dem R. anterior des Acusticus am Anfang eng angeschlossen.

Der geschilderte Zustand hat schon auf Stadium 48 einige bemerkenswerthe Veränderungen erfahren, indem die Verknorpelung des periotischen Gewebes Fortschritte gemacht hat. Der Facialis ist aus der Ohrkapsel ausgeschlossen worden, dadurch, dass hinter ihm sich eine Vorderwand für den mittleren Theil der Kapsel gebildet hat. Diese Wand schiebt sich von aussen (vom Hinterrand des Foramen faciale aus) nach innen vor, ohne das Gebiet der medialen grossen Ohrkapsellücke zu erreichen. Diese bleibt also ungetheilt; sie erhält nach wie vor ihre vordere Begrenzung durch die präfaciale Commissur und nimmt das Ganglion acusticofaciale auf. Dagegen ist der N. facialis selbst, der von dem Ganglion abgeht, jetzt von dem R. anterior des Acusticus durch die neugebildete Vorderwand getrennt und verläuft durch einen kurzen Kanal (primärer Facialiskanal) zwischen dieser Vorderwand und der präfacialen Commissur. Ferner hat sich der obere Theil der grossen medialen Lücke geschlossen bis auf eine für den Ductus endolymphaticus bestimmte Oeffnung, das Foramen endolymphaticum. Der untere, immerhin noch recht beträchtliche Abschnitt der Lücke, in dessen Bereich das Ganglion acusticofaciale liegt, besteht noch ungeteilt fort.

Innenraum der Ohrkapsel. Man kann unterscheiden das grosse einheitliche Cavum vestibulocochleare und die drei Cava semicircularia. Die drei letzteren werden durch drei Septa semicircularia, um die sich die häutigen Bogengänge herumschlagen, in der Mitte ihrer Länge von dem Hauptraum abgetrennt, communiciren aber natürlich an den Rändern der Septa mit dem letzteren. Alle drei Septa semicircularia sind Knorpelplatten, die von der Massa angularis beginnen — d. h. an der verdickten Partie der lateralen Wand, die den von den drei Bogengängen gebildeten Winkel ausfüllt (Taf. LXXI u. LXXII, Fig. 11, 12, 17, 18). Das Septum sc. anterius erstreckt sich von hier aus quer herüber zur medialen Wand; es hat einen vorderen und einen hinteren scharfen Rand und kehrt eine Fläche dorsal-, die andere ventralwärts. Ueber dem Hinterrand tritt das Crus simplex des Canalis sc. ant. aus dem Cavum vestibulare commune in das Cavum semicirculare anterius. Das Septum semicirculare posterius erstreckt sich von der Massa angularis aus zu der Gegend wo die mediale und die hintere Ohrkapselwand in einander übergehen. Es kehrt eine Fläche medial- und vorwärts, die andere lateral- und rückwärts, den einen scharfen Rand nach oben, den anderen nach unten. Ueber dem oberen tritt das Crus simplex des hinteren Bogenganges in das Cavum sc. posterius. Das Septum semicirculare laterale endlich steht vertical und erstreckt sich von der Massa angularis nach abwärts zu der ventralen Hälfte der Ohrkapsel-Seitenwand, mit der es oberhalb der Fenestra vestibuli verschmilzt. Es ist das am wenigsten ausgedehnte, um seinen Hinterrand herum begiebt sich der Canalis semicircularis lateralis in sein Cavum, vor dem Vorderrande tritt er wieder heraus, um in die Ampulla lateralis überzugehen, die bereits in dem Cavum commune liegt.

Eine weitere Zerlegung des letzteren erfolgt nicht, auch sein unterster Abschnitt, das Cavum cochleare, ist durchaus einheitlich. Noch mag bemerkt werden, dass entsprechend der Configuration des häutigen Labyrinthes sich sowohl der obere Theil des Ohrkapselraumes wie das Cavum cochleare weiter nach vorn hin ausdehnen, als dies mit dem mittleren, den Sacculus bergenden Abschnitt der Fall ist. Das prägt sich auch darin aus, dass die caudale Begrenzung der Fenestra sphenoparietalis in ihrem oberen Abschnitt vom Vestibulartheil, in ihrem untersten Gebiet vom Cochleartheil der Ohrkapsel, und in der Mitte von der präfacialen Commissur gebildet wird, die vor dem Facialis die beiden Kapselabschnitte verbindet (Taf. LXXI, Fig. 11).

Lamina supracapsularis und Tectum posterius. An den dorsalen Rand der Ohrkapsel schliesst sich die Supracapsularplatte an, die caudal ohne Grenze in den oberen Theil des Occipitalpfeilers, rostral ebenso in die Commissura orbitoparietalis übergeht. Da letztere auch noch den vorderen Umfang der Ohrkapsel in der oberen Hälfte umsäumt, ebenso wie der Occipitalpfeiler schon am caudalen Umfang der Ohrkapsel ansetzt, so schliesst sich also dem caudalen, dorsalen und rostralen Umfang der Ohrkapsel eine ausgedehnte Knorpelplatte an, die erst als Seitenwand des Cavum cranii vertical aufsteigt und dann, medialwärts umbiegend, durch das viel schmälere Tectum posterius mit der entsprechenden Platte der anderen Seite verbunden ist. Die Verschmälerung der Platte zu dieser Verbindungsbrücke erfolgt vom vorderen wie vom hinteren Rande aus, aber ungleichmässig. Vom hinteren Rande aus geschieht sie in der Weise, dass die hintere Partie der aufsteigenden Platte in einiger Entfernung von der Mittellinie mit einem gerade von vorn nach hinten verlaufenden Rande aufhört, der sowohl mit dem Hinterrand des Occipitalpfeilers wie mit dem Hinterrand des Tectum einen etwa rechten Winkel bildet (Taf. LXX, Fig. 8). Auf diese Weise entsteht am Dach des Knorpelschädels ein von hinten her einspringender Einschnitt, der sich als besonderer oberer Abschnitt an das Foramen occipitale magnum anschliesst und von einer kräftigen Bindegewebsmembran verschlossen wird. Der Einschnitt entspricht wohl dem, was Bolk (1904) beim Menschen als Incisura occipitalis superior bezeichnet; er ist in reducirter Ausdehnung auch noch am erwachsenen *Echidna*-Schädel vorhanden. Der Vorderrand des Tectum verhält sich anders: eine jede Hälfte desselben verläuft von der dorsalen Mittellinie aus unter allmählicher Divergenz mit der der anderen Seite nach vorn und aussen und geht in den oberen Rand der Commissura orbitoparietalis über (Taf. LXIX, Fig. 6).

Denkt man sich den hinteren Rand des Tectum lateralwärts verlängert, so würde er ziemlich genau durch den hinteren Umfang der Ohrkapsel gehen, d. h. die Incisura occipitalis superior liegt genau zwischen den oberen Rändern der Occipitalpfeiler, und das Tectum posterius verbindet, rein topographisch betrachtet, nur die beiden Ohrkapseln, resp. die an diese sich anschliessenden Supracapsularplatten. Legt man durch den Vorderrand des Tectum eine Querebene vertical zur Schädelbasis, so trifft diese seitlich den vordersten Theil der Ohrkapsel. Das Tectum liegt also durchaus zwischen den beiden Ohrkapseln.

Die „supraoccipitale" Knochenlamelle, die sich am hinteren Rand des Tectum posterius findet, wurde schon bei der Occipitalregion erwähnt.

Orbitotemporalregion. In der Orbitotemporalregion sind chondrocraniale Skelettheile nur basal und lateral ausgebildet. Die knorpelige Basis (Taf. LXIX, Fig. 6, 7) schliesst sich direct an die Basalplatte und die Partes cochleares der Ohrkapseln an und ist somit ziemlich breit. Man kann an ihr drei Gebiete, ein mittleres und zwei laterale, unterscheiden. Das mittlere (der Balkenboden), etwa so breit wie die Basalplatte an ihrer schmalsten Stelle, ist dorsalwärts flach gehöhlt und bildet so die Sella turcica (Fossa hypophyseos), in der die Hypophyse liegt (Taf. LXXIII, Fig. 22). Der hinterste Abschnitt der Sella vertieft sich noch besonders zu einer kleinen Delle, die auch auf die Basalplatte über-

greift, und in deren Gebiet die Chorda dorsalis zur Hypophyse tritt (s. Oticalregion). Vorn geht der Balkenboden in die Lamina infracribrosa über (s. Ethmoidalregion). Der Boden der Sella wird am hinteren Rande jederseits von einem schräg von hinten und ventral nach vorn und dorsal aufsteigenden Kanal durchbohrt, dem Foramen caroticum oder primären Canalis caroticus. (Zu einem Kanal wird er lediglich durch die Dicke der Basis.) Hinter und lateral von der dorsalen Oeffnung des Kanales erhebt sich mit breiter Wurzel die Taenia clino-orbitalis, die in der Seitenwand nach vorn hin aufsteigt, und lateral von ihr biegt der Balkenboden jederseits ventralwärts um und geht so in das laterale Gebiet der Schädelbasis oder die Ala temporalis über. Der mediale Wurzelabschnitt derselben schliesst sich breit an den Seitenrand der Sella turcica und hinten an den vorderen Umfang der Pars cochlearis capsulae auditivae an; er steigt vom Seitenrand der Sella aus zunächst ventralwärts herab und biegt dann erst lateralwärts in die Horizontalebene um (Taf. LXXIII, Fig. 22, 23). So geht er in den freien Abschnitt der Ala über, der als platter Fortsatz lateralwärts vorspringt. Er ist nicht sehr gross, in querer Richtung ausgedehnter als in sagittaler; in dorso-ventraler Richtung abgeflacht (Taf. LXXIII, Fig. 23). Sein Hinterrand verläuft schräg von medial-hinten nach lateral-vorn und biegt dann in den mehr gerade nach vorn verlaufenden lateralen Rand um. Der Vorderrand verläuft quer, doch springt die lateral-vordere Ecke noch als stumpfer Fortsatz (Processus anterior) nach vorn vor (Taf. LXIX, Fig. 7). Der vertical absteigende Anfangsabschnitt der Ala temporalis bildet für den Ductus nasopharyngeus eine laterale Skeletbegrenzung; an der Stelle, wo er in den horizontalen Theil umbiegt, findet sich noch ein besonderer knopfförmiger Vorsprung als Andeutung eines Processus pterygoideus (Taf. LXIX, Fig. 7, Taf. LXXIII, Fig. 23). An ihn legt sich das Parasphenoid an. Im Uebrigen liegt ventral von der Ala temporalis das Palatinum, und neben dem Lateralrand desselben erstreckt sich auch der Processus anterior der Ala noch vorn (Taf. LXXIII, Fig. 24). Infolge des geschilderten Verhaltens der Ala temporalis erscheint auf Querschnitten der ganze Basisknorpel der Orbitotemporalregion in fünf Abschnitte geknickt (Taf. LXXIII, Fig. 23).

Die Seitenwände des Chondrocraniums in der Orbitotemporalregion sind sehr lückenhaft. Am caudalen und lateralen Umfang des Foramen caroticum beginnt, wie schon erwähnt, mit breiter Wurzel die Taenia clino-orbitalis, die weiterhin als drehrunde Spange nach vorn hin aufsteigt und in die Ala orbitalis übergeht (Taf. LXIX, Fig. 6). Zwischen ihr, dem caudalen Umfang der Nasenkapsel und der Radix anterior alae orbitalis bleibt eine ebenfalls schräg nach vorn aufsteigende Spalte, durch die der Opticus und der Oculomotorius verlaufen, die Fissura pseudo-optica. Es mag noch darauf hingewiesen sein, dass eine jede Taenia clino-orbitalis hinten bis auf den vorderen Theil der Basalplatte reicht, da ja, wie die früheren Stadien lehren, die Foramina carotica die Grenze zwischen Basalplatte und Balkenboden bezeichnen, die Taeniae aber bis hinter die genannten Foramina sich ausdehnen.

Im Gegensatz zu der Taenia clino-orbitalis ist die Ala orbitalis, der zweite Seitenwand-Abschnitt in der Orbitotemporalregion, eine Knorpelplatte von beträchtlichen Dimensionen. Die Taenia clino-orbitalis bildet ihre Radix posterior; die Radix anterior wird durch eine breite Knorpelbrücke hergestellt, die mit dem hinteren Abschnitt der Nasenkapsel, lateral vom caudalen Ende der Fenestra cribrosa, homocontinuirlich zusammenhängt (Taf. LXIX, Fig. 6). Diese Radix anterior, die die Fissura pseudo-optica von vorn und die Fissura orbito-nasalis von hinten begrenzt, liegt etwa horizontal und biegt dann lateral in den Hauptheil der Ala orbitalis um, der eine ausgedehnte, vertical und sagittal stehende Knorpelplatte darstellt. Caudalwärts setzt sich dieselbe in die ebenfalls hohe Commissura orbitoparietalis fort, die nach hinten in die Supracapsularplatte übergeht und auch an dem vorderen Umfang der oberen Ohrkapselhälfte ansetzt. An der Innenfläche dieses Limbus praecapsularis, der tiefer ventralwärts reicht als die übrige

Platte (Taf. LXX, Fig. 8), zieht der für den Sinus transversus bestimmte Sulcus transversus vor dem oberen Theil der Ohrkapsel herab. Rostralwärts setzt sich die Ala orbitalis in die Commissura spheno-ethmoidalis fort, die nach kurzem Verlauf in das Dach der Nasenkapsel am vorderen lateralen Umfang der Fenestra cribrosa übergeht. Die Commissura orbito-parietalis bildet eine knorpelige Seitenwand des Cavum cranii in der Orbitotemporalregion, doch nur für seine obere Hälfte; die untere Hälfte der Schädelhöhle besitzt hier keinen knorpeligen lateralen Abschluss, sondern öffnet sich durch die grosse Fenestra sphenoparietalis nach aussen. Ihre sonstige Begrenzung erfährt diese Fenestra, durch die die Nn. trochlearis, trigeminus, abducens hindurchtreten, hinten durch die Ohrkapsel nebst der präfacialen Commissur, und unten-vorn durch die Taenia clino-orbitalis. Zwischen der Commissura spheno-ethmoidalis und der Nasenkapsel liegt die Fissura orbito-nasalis, durch die der N. ophthalmicus aus der Orbita in das Gebiet oberhalb der Fenestra cribrosa tritt (s. Ethmoidalregion).

Ueber das Verhalten des oberen Randes der Commissura orbitoparietalis orientirt Fig. 6 auf Taf. LXIX. Sie zeigt, dass der hintere Theil der Commissur, der sich an die Supracapsularplatte anschliesst, weiter medialwärts ausgedehnt ist, als der vordere Theil. Daher ist die grosse Dachfontanelle der Orbitotemporalregion in der Mitte derselben sehr weit und setzt sich nach hinten in einen verschmälerten Abschnitt fort. Der tiefe Einschnitt am oberen Rand der Ala orbitalis ist ohne Bedeutung.

Verhalten der Schädelhöhle in der Orbitotemporalregion. Cavum epiptericum. Membrana spheno-obturatoratoria. Topographie der Nerven. Wir können die Orbitotemporalregion nicht verlassen, ohne noch des Verhaltens der Schädelhöhle in diesem Gebiete und des Cavum epiptericum zu gedenken. Liegen doch gerade hier die wichtigsten Besonderheiten des Säugerschädels überhaupt und, wie gleich hinzugefügt sei, auch die interessantesten Eigenheiten des *Echidna*-Schädels.

Wir haben in der Orbitotemporalregion des Chondrocraniums der Säuger drei Räume zu unterscheiden: einen mittleren, das primordiale Cavum cranii, und zwei seitliche, die ich als Cava epipterica bezeichne, weil sie wesentlich über den Alae temporales gelegen sind. Bei *Echidna* gestalten sich die Dinge folgendermaassen:

Das primordiale Cavum cranii (Taf. LXIX, Fig. 6) hat im hinteren Abschnitt der Region zur Basis den Balkenboden, im vorderen die Lamina infracribrosa und die Fenestra cribrosa, d. h. Theile der weit caudalwärts in das Gebiet der Orbitotemporalregion hineinragenden Nasenkapsel. Die laterale Begrenzung wird jederseits durch die Taenia clino-orbitalis, die Commissura orbitoparietalis und die Ala orbitalis hergestellt. Da die Lamina infracribrosa nach vorn hin stark ansteigt, so besitzt das Cavum cranii im vorderen Abschnitt der Region eine geringere Höhe, als im hinteren; andererseits besitzt es im vorderen Abschnitt eine beträchtliche, in ganzer Höhe gleiche Breitenausdehnung (bis zur Ala orbitalis jederseits), während es im hinteren Theil der Region an der Basis sehr schmal ist, und erst weiter dorsal eine grössere Breitenausdehnung gewinnt. Das ist bedingt dadurch, dass die Taeniae clino-orbitales viel weiter medial liegen als die Commissurae orbitoparietales, und hängt natürlich in letzter Instanz mit der Form des Gehirnes zusammen. In dem schmalen und niedrigen Gebiet unmittelbar über dem Balkenboden liegt die Hypophysis und der untere Theil des Zwischenhirns, während oberhalb der Taeniae clino-orbitales sich die beiden Hemisphären weit nach beiden Seiten hin vorwölben (Taf. LXXIII, Fig. 22). Diese Ausdehnung der Hemisphären ist zweifellos die Veranlassung dafür, dass die obere Partie der Seitenwand, d. h. die Commissura orbitoparietalis, so weit lateralwärts vorgeschoben ist. Zwischen den Skelettheilen der Seitenwand bleiben nun zwei Lücken: die schmale Fissura pseudooptica unter der Taenia clino-orbitalis,

und die dahinter gelegene sehr grosse Fenestra sphenoparietalis. Infolge der weit lateralwärts vorgeschobenen Lage der Commissura orbitoparietalis liegt die Ebene der zuletzt genannten grossen Fenestra sehr schräg, fast horizontal (Taf. LXXIII, Fig. 22, 23). Durch die beiden Fenster öffnet sich am isolirten Chondrocranium das primordiale Cavum cranii weit nach aussen; solange jedoch die Weichtheile erhalten sind, wird der das Gehirn bergende Raum auch im Gebiet der beiden Fenster gut begrenzt durch die Bindegewebsmassen des Cavum epiptericum, die sich ihrerseits noch durch eine besondere dichte, wohl als Dura mater aufzufassende Membran gegen das eigentliche Cavum cranii abgrenzen. Diese Membran überzieht den Balkenboden, steigt dann auf und zieht am medialen Umfang der Taenia clino-orbitalis vorbei zur Commissura orbitoparietalis, auf deren Innenfläche sie in kurzer Entfernung oberhalb des unteren Randes übergeht (Taf. LXXIII, Fig. 22). Den Namen Cavum epiptericum habe ich zunächst für das Raumgebiet des Säugerschädels eingeführt, das oberhalb des basalen Theiles der Ala temporalis liegt. Hier bei *Echidna* ist es aber nöthig, das fragliche Gebiet etwas weiter zu rechnen, nämlich etwas über den Vorderrand der Ala temporalis hinaus rostralwärts. Das ist darum nothwendig, weil, wie sich noch zeigen wird, auch noch ein kleines Raumgebiet vor der Ala temporalis bei der definitiven Fertigstellung des Schädels dem Innenraum des letzteren zugeschlagen wird. Dieser vordere Theil des Cavum epiptericum erhält einen Boden durch den verdickten lateralen Rand des Palatinums (Taf. LXXIII, Fig. 24 und 25). Die mediale Wand des Cavum epiptericum wird durch die Ebenen der Fissura pseudooptica und der Fenestra sphenoparietalis, dazu durch den absteigenden Anfangstheil der Ala temporalis und vor diesem durch das Parasphenoid gebildet (Taf. LXXIII, Fig. 22 und 25). Das Cavum reicht also, wie das am raschesten aus den Figuren hervorgeht, tiefer ventralwärts als der Boden des Cavum cranii primordiale. Das Wichtigste ist, dass das Cavum epiptericum jetzt bereits von dem grossen Hauptraum der Orbitotemporalgrube, von der es ja doch nur einen Theil darstellt, abgetrennt ist, und zwar durch eine kräftige Lage verdichteten Bindegewebes, die eine zusammenhängende Membran von abgestutzt-dreieckiger Form darstellt. Diese Membran, die ich Membrana spheno-obturatoria nennen will, haftet mit ihrem dorsalen Rande (der die Basis des Dreiecks bildet) an dem Ventralrand der Commissura orbitoparietalis und der Ala orbitalis bis zur Radix anterior derselben, mit ihrem ventralen viel kürzeren Rande (der die abgestumpfte Spitze des Dreiecks bildet) am lateralen Rande des frei vorspringenden Theiles der Ala temporalis. Der vordere und der hintere Rand der Membran, die beide nach oben divergirend verlaufen, sind frei; an diesen beiden Rändern gehen somit die Bindegewebsmassen des Cavum epiptericum in die Umgebung über. Das Cavum ist nämlich nicht etwa hohl, sondern durchaus erfüllt mit Bindegewebe, dem mehrere Nerven und Gefässe eingelagert sind. Durch die Fenestra sphenoparietalis treten der Trigeminus, Abducens und Trochlearis, durch die Fissura pseudooptica der Oculomotorius und Opticus in den Raum ein; der Trigeminus schwillt in ihm zu dem grossen Ganglion an, von dem dann die drei Aeste des Nerven ausgehen. Die Auslassöffnungen aus dem Cavum finden sich, wie schon angedeutet, am Vorder- und Hinterrand der Membrana spheno-obturatoria: am Vorderrand derselben treten die beiden ersten Trigeminusäste, der Trochlearis, Abducens, Oculomotorius und Opticus aus, am Hinterrand der Membran und der Ala temporalis der dritte Ast des Trigeminus. — Dass sich die Grosshirnhemisphäre dorsal über das Cavum epiptericum herüberwölbt, geht aus dem oben Gesagten bereits hervor (vergl. Taf. LXXIII, Fig. 22—24).

Nerven des Cavum epiptericum. Der N. abducens verlässt das Gehirn an der Ventralfläche der Medulla oblongata, noch in der Labyrinthregion, und verläuft von hier aus an der Schädelbasis (auf der Pars cochlearis capsulae auditivae) nach vorn, zugleich etwas lateralwärts gerichtet, am ventralen Rande der grossen medialen Lücke der Ohrkapsel vorbei zur Fenestra sphenoparietalis, durch die er in

das Cavum epiptericum tritt. Schon im vorderen Theil der Labyrinthregion liegt er ventral vom Ganglion semilunare Trigemini, und diese Lagebeziehung bleibt auch noch eine Strecke weit erhalten. So tritt er über die Ala temporalis hinweg, wendet sich aber dann allmählich mehr medialwärts, um weiterhin am medialen Umfang des N. maxillaris (d. h. des zweiten Trigeminusastes, der aus der ventralen Hälfte des Ganglion hervorgeht) aufzusteigen und endlich über den Dorsalumfang des genannten Nerven hinweg lateralwärts zu verlaufen. Am Vorderrand der Membrana spheno-obturatoria gelangt er aus dem Cavum epiptericum heraus.

Der N. trigeminus bildet zunächst das grosse Ganglion semilunare, das mit seiner hinteren Hälfte noch im Schädelcavum über der vorderen Kuppel der Pars cochlearis caps. aud. liegt, mit seiner vorderen sich durch die Incisura prootica heraus in das Cavum epiptericum erstreckt und mit seinem vordersten Zipfel sogar noch über die Ala temporalis hinweg nach vorn ragt. Der erste Ast, der von ihm abgeht, ist der N. mandibularis; er tritt, lateral am Abducens vorbei, hinter der Ala temporalis ventralwärts. Die beiden anderen Aeste gehen aus dem vorderen Zipfel des Ganglion hervor und ziehen dann, zunächst über einander liegend, nach vorn, der N. maxillaris ventral, der N. ophthalmicus dorsal. Die Trennung erfolgt noch innerhalb des Cavum epiptericum.

Der N. trochlearis tritt vom Isthmus rhombencephali aus zunächst ventralwärts, wendet sich nach vorn und verlässt ebenfalls durch die grosse Fenestra sphenoparietalis hinter der Taenia clino-orbitalis das Cavum primordiale cranii. Im Cavum epiptericum liegt er dorsal vom Ganglion semilunare Trigemini, diesem ganz nahe, und weiterhin dorsal vom N. ophthalmicus, mit diesem zusammen nach vorn verlaufend.

Der N. oculomotorius tritt in das Cavum epiptericum durch die Fissura pseudooptica hindurch, also nicht hinter der Taenia clino-orbitalis, wie die bisher genannten Nerven, sondern vor derselben. Er liegt dabei lateral vom N. opticus und teilt sich auch, im Gebiet der Orbita angekommen, lateral von dem genannten Nerven in seinen R. superior und R. inferior.

Der N. opticus endlich tritt ebenfalls durch die Fissura pseudooptica hindurch, medial von dem N. oculomotorius liegend.

Venöse Bahnen der Schädelhöhle. Von den Venensinus, die durch HOCHSTETTER (1896) bearbeitet worden sind, seien hier nur wenige Angaben gemacht. Eine starke venöse Bahn zieht vor der Hypophyse quer von einer Seite zur anderen über die Oberfläche des Balkenbodens hinweg und setzt sich jederseits durch die Fissura pseudooptica hindurch in das Cavum epiptericum fort. Hier zieht eine Fortsetzung medial vom Ganglion Trigemini als Sinus cavernosus nach hinten, eine andere verläuft nach vorn mit den Trigeminusästen, um aus dem Cavum epiptericum in die Orbita einzudringen. Der Sinus cavernosus wendet sich dann über der Ala temporalis zwischen dem Ganglion Trigemini (dorsal) und dem Ganglion oticum (ventral), hinter dem R. mandibularis des Trigeminus lateralwärts und mündet mit dem Sinus transversus zusammen, der an der Innenfläche des Limbus praecapsularis der Commissura orbitoparietalis vor der Ohrkapsel herabsteigt. Aus der Vereinigung geht die V. capitis lateralis hervor, die durch die hinterste Ecke der Fenestra sphenoparietalis aus dem Schädelraum herausdringt, sofort caudalwärts umbiegt und sich in den Sulcus facialis unter der Crista parotica einlegt, um hier mit dem Facialis zusammen an der Ohrkapsel weiter nach hinten zu verlaufen (über den Stapes hinweg) und mit dem Nerven zwischen dem Hyale und der Ohrkapsel (durch das For. stylomastoideum primitivum) auszutreten. Ueber der Ala temporalis geht noch eine dünne Fortsetzung des Sinus cavernosus in caudaler Richtung weiter, die jedoch zur Zeit noch sehr unbedeutend ist und nicht weit verfolgt werden kann.

Ethmoidalregion. An die Basis der Orbitotemporalregion (den „Balkenboden") schliesst sich vorn homocontinuirlich die Nasenkapsel an, in der Weise, dass der Balkenboden direct in den hinteren kuppelförmigen Abschluss der Nasenkapsel übergeht. Letztere ist ausserordentlich langgestreckt; der Längsdurchmesser überwiegt bei weitem die anderen Durchmesser. Ein kleinerer, aber doch recht beträchtlicher Abschnitt liegt subcerebral und trägt so zur Begrenzung des vorderen Theiles des Cavum cranii bei; der grössere vordere Abschnitt liegt präcerebral. Die Kapsel wird von sehr vollständigen Knorpelwänden gebildet und lässt nur drei grössere Oeffnungen unterscheiden: die am hinteren Theil des Daches gelegene Fenestra cribrosa, die an der vorderen Spitze seitlich gelegene Fenestra narina und die am Boden gelegene lange spaltförmige Fenestra basalis, deren vorderster Zipfel als Incisura nasopalatina unvollkommen von dem Hauptheil abgetrennt wird (Taf. LXIX, Fig. 7). Dazu kommen nur noch zwei kleine Foramina: das Foramen epiphaniale im hinteren oberen Abschnitt der Seitenwand

(für den N. lateralis nasi) und eine *Fenestra septi nasi*, die vorn im Septum liegt (Taf. LXX, Fig. 8). Am Skelet sind zu unterscheiden: das *Septum nasi*, die *Decke* (*Tectum nasi*), die *Seitenwand* (*Paries nasi*), die *Lamina transversalis posterior* und die *Lamina transversalis anterior* als Repräsentanten des Bodens (Solum nasi), der *vordere Kuppelknorpel* (*Cartilago cupularis*) und die *Hinterwand*. Da diese den Anschluss an das Skelet der Orbitotemporalregion vermittelt, sei mit ihr begonnen.

Der subcerebral gelegene Abschnitt der Nasenhöhle findet seinen caudalen Abschluss in dem *Balkenboden* und der von hier aus schräg nach vorn hin aufsteigenden *Lamina infracribrosa* (Taf. LXIX, Fig. 6), die sich nach vorn hin zugleich verbreitert, um an der Fenestra cribrosa mit scharfem concaven Vorderrand aufzuhören. Mit ihrem lateralen Rande biegt sie jederseits in die Seitenwand der Nasenkapsel um; vorn-oben stösst an die Umbiegungskante (lateral vom hinteren Theil der Fenestra cribrosa) die Radix anterior der Ala orbitalis an und bringt damit die *Fissura pseudooptica*, die zwischen jener Kante und der Taenia clino-orbitalis liegt, zum vorderen Abschluss (Taf. LXIX, Fig. 6).

Das *Dach* der Nasenkapsel wird in dem subcerebralen Gebiet von einer grossen Lücke eingenommen, die durch den frei anstehenden dorsalen Septumrand in zwei Hälften, die *Fenestrae cribrosae*, getheilt wird. Ihre caudale Begrenzung erfährt eine jede derselben durch den Vorderrand der Lamina infracribrosa, die laterale durch den medialwärts umgebogenen Rand der Nasenkapsel-Seitenwand, die vordere endlich scheinbar durch den Hinterrand des präcerebralen Dachabschnittes. Scheinbar, denn ein näheres Zusehen ergiebt eine andere Auffassung. Die Fenestra cribrosa wird von einer Bindegewebsplatte verschlossen, über der die Lobi olfactorii liegen, und die somit die Anlage der Lamina cribrosa bildet (Taf. LXXIV, Fig. 27). Diese Platte geht vorn nicht in den scharfen Hinterrand des präcerebralen Tectum über, sondern stösst an die Unter- resp. Hinterfläche dieses Daches *in einiger Entfernung von dem Hinterrand* an. Dieses Dach begrenzt somit mit seiner hinteren steil aufsteigenden Partie noch einen Theil des *Cavum cranii*, und zwar den, in dem die Lobi olfactorii liegen, und den ich, weil er sich über der Anlage der Lamina cribrosa befindet, als *Recessus supracribrosus* bezeichne. Die Berechtigung, ihn mit einem besonderen Namen zu benennen, wird im zweiten Theil erörtert werden; im Uebrigen wird gleich noch einmal auf ihn zurückzukommen sein.

Das *Dach des präcerebralen Nasenabschnittes*, das durchweg solide ist, fällt von der Fenestra cribrosa aus zunächst sehr steil nach vorn hin ab, um dann in etwa horizontaler Lage rostralwärts weiter zu ziehen (Taf. LXX, Fig. 8). Doch wölbt sich der hintere Theil dieses horizontalen Abschnittes jederseits von der Mittellinie recht beträchtlich dorsalwärts, so dass sogar eine mediane Rinne zu Stande kommt (Textfig. 32). Von der Fenestra cribrosa bis zur vorderen Kuppel hängt das Dach homocontinuirlich mit dem dorsalen Rande des Septums zusammen, vorn geht es jederseits in die Cartilago cupularis über. Sein lateraler Rand biegt ventralwärts in die Seitenwand um und geht hinten in die *Commissura spheno-ethmoidalis* über (Taf. LXX, Fig. 8).

Auch die *Seitenwand* der Nasenkapsel ist sehr vollständig und zeigt nur zwei Durchbohrungen: vorn die grosse *Fenestra narina* und hinten das kleine *Foramen epiphaniale* (Taf. LXX, Fig. 8). Entsprechend der Configuration der Nasenhöhle besitzt sie nicht überall die gleiche Höhe: am niedrigsten ist sie ganz hinten, im Gebiet des hinteren kuppelförmigen Abschnittes, am höchsten dicht vor der Fenestra cribrosa. Im subcerebralen Kapselgebiet hängt ihr dorsaler Rand zunächst eine Strecke weit (längs des unteren Randes der Fissura pseudooptica) mit der Lamina infracribrosa zusammen (Taf. LXXIII, Fig. 26); davor folgt ein Gebiet, in dem die dorsale Randpartie der Seitenwand medialwärts umgebogen ist und so eine Randleiste als laterale Begrenzung der Fenestra cribrosa (*Limbus paracribrosus*) bildet (Textfig. 31 und Taf. LXXIV,

Fig. 27). Mit der hinteren Hälfte der Umbiegungskante hängt die Radix anterior der Ala orbitalis zusammen (Taf. LXIX, Fig. 6). Im ganzen präcerebralen Gebiet endlich biegt der dorsale Rand der Seitenwand unmittelbar in das Tectum nasi um. In den Abschnitt der Seitenwand, der vor der Fenestra cribrosa liegt, geht von hinten her die Commissura spheno-ethmoidalis über, die den über der Fenestra cribrosa gelegenen vordersten Theil des Cavum cranii mit den Lobi olfactorii, der oben als Recessus supracribrosus bezeichnet wurde, seitlich begrenzt (Taf. LXIX, Fig. 6, Taf. LXXIV, Fig. 27). Unter der Commissur bleibt die Fissura orbitonasalis, die ihre ventrale Begrenzung durch den erwähnten medialwärts umgebogenen oberen Rand der Nasenkapsel-Seitenwand erhält. Diese umgebogene Randpartie, die zugleich die laterale Begrenzung der Fenestra cribrosa bildet, setzt sich nach vorn hin noch eine kurze Strecke weit in der Form einer Leiste fort, die der Seitenwand der Nasenkapsel ansitzt, so dass, wie oben schon erwähnt wurde, die bindegewebige Lamina cribrosa, die sich an jener Randleiste befestigt, mit ihrem Vorderrand an die Unterfläche des präcerebralen Dachabschnittes der Nasenkapsel in einiger Entfernung von dem Hinterrand desselben anstösst. Die Randleiste giebt somit die untere Grenze des Recessus supracribrosus an; über ihr liegt in der Seitenwand der Nasenkapsel das Foramen epiphaniale (Taf. LXXIV, Fig. 27—29). Dasselbe führt somit nicht aus dem Hauptraum der Nasenkapsel, sondern aus dem Recessus supracribrosus nach aussen (Textfig. 31). Es dient dem N. lateralis nasi zum Durchtritt, d. h. der Hauptfortsetzung des N. ophthalmicus, der als N. ethmoidalis durch die Fissura orbitonasalis aus der Orbita in den Recessus supracribrosus hineingelangt. (Der N. medialis nasi ist nur sehr schwach und wenig weit zu verfolgen.)

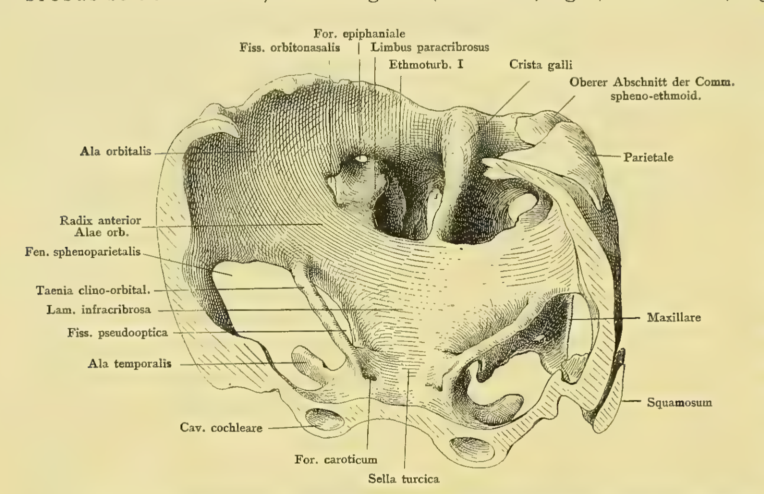


Fig. 31. Vordere Hälfte des nach Serie 48 hergestellten Modelles. Blick von hinten her in den vordersten Theil der Schädelhöhle und den Recessus supracribrosus. Linkerseits sind die Deckknochen fortgelassen. Das Modell ist bei 40-facher Vergrösserung hergestellt, die Abbildung auf die Hälfte verkleinert.

In dem subcerebralen Gebiet der Nasenkapsel steht die Seitenwand etwas schräg, von aussen und oben nach innen und unten; ihr ventraler Rand geht in seinem hintersten Abschnitt eine Strecke weit in die Lamina transversalis posterior des Bodens über, davor ist er frei und stützt sich auf das Palatinum (hinten) und auf das Maxillare (vorn). Nach vorn wie nach hinten verlängert sich dieser Abschnitt der ventralen Randpartie in einen besonderen Fortsatz: der vordere längere (Taf. LXXIV, Fig. 29, 30) schiebt sich auf das Maxillare, der hintere kürzere auf das Palatinum herauf (Taf. LXXIII, Fig. 26). Die Fortsätze entsprechen dem Processus maxillaris anterior und Processus maxillaris posterior niederer Wirbelthiere. Dicht vor dem Proc. maxillaris posterior zeigt der untere Rand einen Einschnitt (Incisura sphenopalatina), der durch das Palatinum zu einem Foramen ergänzt wird (Taf. LXX, Fig. 8). Die Seitenwand der präcerebralen Kapselhälfte ist nach aussen ausgebaucht und schliesst mit freiem ventralen

Rande ab, bis auf den vordersten Abschnitt, wo dieser Rand in die Lamina transversalis anterior übergeht (Taf. LXIX, Fig. 7). In dem Gebiet, das vor der Abgangsstelle des Proc. maxillaris anterior folgt, reicht die Seitenwand nicht so weit ventralwärts wie zwischen den beiden Processus maxillares; in jenem Gebiet zeigt der ventrale Rand der Seitenwand einen langen flachen Einschnitt, Incisura infraconchalis (über ihm findet sich die untere Muschel!) [Taf. LXX, Fig. 8].

Der vorderste Theil der Seitenwand endlich wird von der grossen Fenestra narina eingenommen, die sich ventralwärts bis zum Boden der Nasenkapsel, nach vorn bis zur Cartilago cupularis ausdehnt (Taf. LXX, Fig. 8 u. Textfig. 32). Von der letzteren aus springt noch ein besonderer Knorpelfortsatz, Processus alaris inferior, nach hinten vor, die eigentliche Apertura nasalis externa ventral umgreifend und vom Boden der Nasenkapsel durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Auch vom dorsalen Rande der Fenestra narina senkt sich ein Knorpelfortsatz, Processus alaris superior, herab und umzieht die Apertura nasalis externa von hinten her. Es wird somit nicht die ganze Fenestra narina von der Apertura nasalis externa benutzt, vielmehr bleibt ein den hinteren und den ventralen Theil des Fensters umfassender Bezirk von dieser Verwendung ausgeschlossen. Durch diesen tritt hinten-ventral der Ductus nasolacrimalis hindurch.

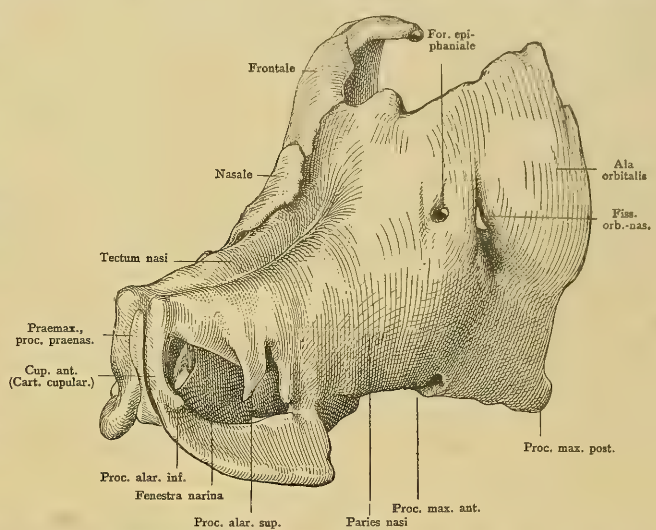


Fig. 32. Dasselbe Modell wie Fig. 31, von links und vorn. Nach GAUPP, 1905a. (Abbildung nur auf $^2/_3$ verkleinert.)

Von der Innenfläche der Seitenwand springen drei knorpelige Muscheln in die Nasenhöhle hinein vor, das Maxilloturbinale und zwei Ethmoturbinalia. Das Maxilloturbinale bildet auf dem Stadium 48a erst eine sehr schmale und auch in longitudinaler Richtung sehr wenig ausgedehnte Knorpelplatte, die fast horizontal an der lateralen Nasenkapselwand von vorn nach hinten zieht (Taf. LXXIV, Fig. 28—31). Sie sitzt der letzteren (homocontinuirlich) in kurzer Entfernung über dem Abschnitt des ventralen Randes an, der als Incisura infraconchalis bezeichnet wurde, und beschränkt sich in Stadium 48a auf das Gebiet über dem vorderen Theil dieser Incisur. In ihrer caudalen Verlängerung lassen die Schnitte aber schon ihre weitere Anlage erkennen, in Form eines Knorpelherdes, der selbständig medial von der Seitenwand in dem maxilloturbinalen Schleimhautwulst liegt. Auf Stadium 48 ist daraus ein hinterer Abschnitt des Maxilloturbinale hervorgegangen. Letzteres besitzt somit jetzt eine viel grössere Ausdehnung nach hinten hin; sein caudales Ende liegt oberhalb der Abgangsstelle des Processus maxillaris anterior von der Seitenwand (Taf. LXXIV, Fig. 28, 29). Die Leiste ist in der Hauptsache homocontinuirlich mit der letzteren verbunden; im Gebiet des hinteren Theiles der Incisura infraconchalis nähert sich ihre Befestigungslinie so sehr dem unteren Rande der Seitenwand, dass sie geradezu in die letztere umbiegt. Auch in rostraler Richtung reicht das Maxilloturbinale jetzt etwas über die Incisura infraconchalis hinaus; sein

vorderer Theil bildet noch einen auf dem Querschnitt rundlichen Knorpelstab, der der Nasenkapsel-Seitenwand nur eng anliegt, aber noch nicht mit ihr verschmolzen ist.

Von den beiden auf diesem Stadium vorhandenen Ethmoturbinalia stellt das vordere eine Knorpelleiste dar, die im hinteren Theil der Nasenhöhle, unterhalb der Fenestra cribrosa von der Seitenwand der Kapsel aus in das Lumen herabhängt. Die ganze Lamelle hat etwa die Form eines rechtwinkligen Dreieckes, dessen von hinten-unten nach vorn-oben verlaufende Hypotenuse dem Margo affixus entspricht, während die beiden Katheten durch die Margines liberi gebildet werden, von denen der vordere vertical, der untere horizontal verläuft. Der rechte Winkel liegt somit vorn und unten, und von diesen beiden Richtungen aus kommt man in den Raum unter der Muschel hinein. Der vorderste Theil des Margo affixus erreicht aufsteigend die Randleiste der Fenestra cribrosa unterhalb des Foramen epiphaniale (Textfig. 31 u. Taf. LXXIV, Fig. 28, 29). Das I. Ethmoturbinale ist auf Stadium 48 schon wesentlich ausgedehnter als auf Stadium 48a. Das II. Ethmoturbinale ist hinter dem I. als eine noch sehr unbedeutende Knorpelwucherung erkennbar, die auf dem Uebergang der Seitenwand in die Randleiste der Lamina cribrosa sich bemerkbar macht, auf Stadium 48 etwas deutlicher als in Stadium 48a. Ausser diesen drei Muschelbildungen ist nun noch die Leiste zu erwähnen, die ganz vorn im Gebiet des Atriums, medial von dem oberen Rande der Fenestra narina, von der Decke aus in den Atriumwulst herabhängt und oben als Atrioturbinale bezeichnet wurde (Taf. LXXIV, Fig. 34). Sie beginnt vorn niedrig und wird nach hinten hin höher, ihr unterer freier Rand verläuft demnach schräg von vorn und oben nach hinten und unten. Ihr hinteres Ende zieht sich noch in einen besonderen caudalwärts vorspringenden Fortsatz aus. Im vorderen Abschnitt der Fenestra narina ist diese Leiste genau am lateralen Rande der Nasenkapseldecke, also am oberen Rande der Fenestra, befestigt, d. h. die Decke biegt hier direct in die Leiste um; weiter hinten, wo das Dach erheblich breiter wird, ragt es noch über den Anheftungsrand der Leiste lateralwärts vor, so dass die letztere erheblich medial von dem Processus alaris superior bleibt (Textfig. 32; das Atrioturbinale ist hier medial vom Proc. al. sup. sichtbar, aber nicht bezeichnet).

Der Boden der Nasenkapsel (Solum nasi) ist am unvollständigsten von allen Kapselwänden. Es bestehen jederseits nur zwei selbständige Bodenabschnitte, ein hinterer, Lamina transversalis posterior, und ein vorderer, Lamina transversalis anterior. An den hinteren Rand der letzteren schliessen sich dann noch zwei kleinere basale Gebilde an: die Cartilago paraseptalis und der Processus palatinus. Der grösste Theil des Bodens der Nasenkapsel wird von einer grossen Lücke, Fenestra basalis, eingenommen, von der vorn durch den Processus palatinus ein kleiner Abschnitt als Incisura nasopalatina unvollkommen abgetrennt wird.

Die Lamina transversalis posterior (Lamina terminalis, Schlussplatte) ist vorläufig erst von sehr geringer sagittaler Ausdehnung. Mit ihrem Hinterrand geht sie in den Balkenboden der Orbitotemporalregion, mit dem lateralen Rand in die Seitenwand der Nasenkapsel über, medial hängt sie, stark verdickt, homocontinuirlich mit dem Septum zusammen. Ihr Vorderrand ist frei (Taf. LXIX, Fig. 7).

Viel ausgedehnter ist die Lamina transversalis anterior, die den vorderen Theil des Bodens der Nasenkapsel bildet, indem sie dem „primären Boden“ der Nasenhöhle zu Grunde liegt (Taf. LXIX, Fig. 7). An ihrem vorderen Ende sehr schmal, verbreitert sie sich nach hinten hin beträchtlich, ist somit von etwa dreieckiger Form. Vorn geht sie in die Cartilago cupularis über; ihr medialer Rand hängt mit dem Septum nasi zusammen, und zwar erfolgt im grösseren vorderen Gebiet homocontinuirlicher Uebergang des Septums in die beiderseitigen Platten und dieser selbst in einander (Taf. LXXIV, Fig. 34), während die hintersten Abschnitte beider Platten von einander wie vom ventralen Septumrand durch eine schmale Bindegewebszone getrennt werden (heterocontinuirlicher Zusammenhang; Taf. LXXIV, Fig. 35). Der laterale, von vorn und

medial nach hinten und lateral verlaufende Rand begrenzt die Fenestra narina ventral, ist aber nicht frei, sondern dient einer weit lateralwärts vorspringenden Platte, der Crista marginalis, zum Ansatz, deren laterale Randpartie auf Stadium 48a sehr stark, etwa unter rechtem Winkel, gegen den übrigen Boden ventralwärts abgeknickt ist. Auf Stadium 48 hat sie sich etwas gehoben, d. h. der Winkel ist etwas mehr ausgeglichen (Taf. LXXIV, Fig. 35). Hinter der Fenestra narina biegt der Boden in die Seitenwand der Nasenkapsel um. Dem hinteren Rande des Bodens endlich, der frei ist und schräg von medial nach lateral-caudal verläuft, sitzen noch zwei besondere Gebilde an, die Cartilago paraseptalis und der Processus palatinus. Die Cartilago paraseptalis zieht als schmaler Knorpelstreifen neben der unteren Randpartie des Septums nach hinten und endet frei noch vor der Längenmitte der Nasenkapsel (Taf. LXIX, Fig. 7). In dem grössten Theil seiner Länge ist der Streifen zu einer Hohlrinne zusammengerollt; das vordere und das hintere Ende sind einfach biplan (Taf. LXXIV, Fig. 31—33)). Die Rinne ist durch eine lateral-ventral gelegene Spalte zugänglich, nur eine kurze Strecke weit vollkommen zu einer Röhre geschlossen. Mit ihren vordersten Abschnitten berühren sich die Cartilagines paraseptales in der Mittellinie, weiter hinten schiebt sich der ventrale Septumrand zwischen sie (Taf. LXIX, Fig. 7). Der Processus palatinus ist eine dreieckige Knorpelplatte, die jetzt mit ihrer vorderen Spitze dem Hinterrand der Lamina transversalis anterior ansitzt, im Uebrigen aber frei nach hinten und medial vorspringt. Ihre medial-hintere Ecke schiebt sich ventral von der Cartilago paraseptalis medialwärts, ohne jedoch noch die Platte der anderen Seite zu erreichen. Dadurch wird aber schon der vorderste Winkel der Fenestra basalis, wenn auch noch unvollständig, von dem Haupttheil der Fenestra abgetrennt; er bildet so die Incisura nasopalatina, durch die der Ductus nasopalatinus hindurchtritt (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXXIV, Fig. 32).

Die Schnitte der Serie 48a zeigen den lateralen Rand der Platte noch verdickt und von wesentlich reiferem Knorpelcharakter, als die mediale Partie. Letztere ist eben erst später zu dem zuerst aufgetretenen Randtheil hinzugekommen.

Ueber die Cartilago cupularis der Nasenkapsel ist sehr wenig zu sagen; dieselbe stellt nur einen schmalen vertical stehenden Knorpelstreifen dar, der die Fenestra narina vorn und medial begrenzt, medial mit dem Septum, ventral mit der Lamina transversalis anterior, dorsal mit dem Tectum nasi zusammenhängt. Von ihm springt der Processus alaris inferior in die Fenestra narina nach hinten vor und begrenzt die eigentliche Apertura nasalis externa von ventral her (Textfig. 32).

Endlich bliebe nur noch das Septum nasi zu schildern (Taf. LXXIII u. LXXIV, Fig. 26—36). Dasselbe beginnt sehr niedrig an dem hinteren kuppelförmigen Abschluss der Nasenhöhle, steigt dann an und erreicht zwischen den Vorderrändern der Fenestrae cribrosae seine grösste Höhe; dicht vor diesen Fenestrae wird es plötzlich wieder um etwa die Hälfte niedriger, behält dann aber die so erreichte Höhe bis nach vorn hin bei. Der Wechsel in der Höhenausdehnung ist durch den Verlauf des dorsalen Randes bedingt; der ventrale Rand verläuft in ganzer Ausdehnung ziemlich geradlinig von hinten nach vorn. Hinten stösst das Septum an den Balkenboden und die Lamina infracribrosa an; im Gebiet der Fenestrae cribrosae endet es mit freiem dorsalen Rande, der ganz besonders zwischen den vorderen Partien beider Fenster (im Gebiet des Recessus supracribrosus) sich stark erhebt und verdickt (Crista galli); vor den Fenestrae cribrosae geht der dorsale Septumrand in die Decke der Nasenkapsel über (Textfig. 31). Der ventrale Septumrand ist in grösster Ausdehnung frei und geht nur hinten in die Lamina transversalis posterior, vorn in die Lamina transversalis anterior über, wie schon geschildert. Auch dass die Cartilago paraseptalis und der hinterste Theil der Lamina transversalis anterior bindegewebig mit dem ventralen Septumrand zusammenhängen, wurde schon erwähnt. Der ziemlich hohe Vorderrand des Septums geht in die beiderseitigen

Cartilagines cupulares über. Das Septum ist fast durchweg eine solide Knorpelplatte; nur dicht hinter dem Vorderrande findet sich eine Durchbrechung: Fenestra septi nasi (Taf. LXIX, Fig. 8). Die Dicke der Platte ist allerdings nicht überall gleich; im subcerebralen Kapselabschnitt ist die obere Partie des Septums ziemlich dünn, die untere stark verdickt; zwischen den vorderen Hälften beider Fenestrae cribrosae bildet dann auch der dorsale Rand die schon als Crista galli erwähnte Verdickung, und in dem präcerebralen Gebiet der Kapsel nimmt sehr bald das Gesammtseptum sehr beträchtlich an Dicke zu. Erst ganz vorn wird es wieder etwas dünner.

Anhangsweise sei hier noch des Ductus nasolacrimalis gedacht, dessen Beziehungen zum Skelet von Wichtigkeit sind (Taf. LXXIV, Fig. 28—33). Der Gang tritt hinten von lateral-dorsal (vom Auge her) in medial-ventraler Richtung zwischen den Processus frontalis des Maxillare und die Seitenwand der Nasenkapsel, und hier sofort in den Spalt zwischen dem unteren Rande dieser Seitenwand und dem Processus maxillaris anterior. Hier liegt er auf dem Körper des Maxillare, eine Lage, die er auch im weiteren Verlauf nach vorn hin eine längere Strecke beibehält. So zieht er medial vom unteren Rand der Seitenwand der Nasenkapsel nach vorn, in engster Nachbarschaft der Schleimhaut der Nasenhöhle (am Boden des unteren Nasenganges). Am vorderen Ende der Incisura infraconchalis, wo die Nasenkapsel-Seitenwand sich tiefer herabzusenken beginnt, entfernt sich der Ductus von der Schleimhaut und tritt um den ventralen Rand der Kapselseitenwand auf die Aussenfläche der letzteren, auf der er weiter nach vorn zieht, zunächst bedeckt vom Maxillare, dann vom Septomaxillare. Endlich schlägt er sich um den Hinterrand der Fenestra narina herum auf der Lamina transversalis anterior medialwärts und mündet in die Nasenhöhle ein.

Visceralskelet. Die beiden Meckel'schen Knorpel (Taf. LXXI, Fig. 13) ziehen als rundliche Knorpelstäbe von der Seite der Ohrkapseln aus, zunächst etwas absteigend, dann mehr horizontal, nach vorn und innen, kommen so convergirend mit ihren vorderen Enden einander sehr nahe und werden hier eine Strecke weit durch eine mediane Synchondrose unter einander verbunden. Die vordersten Enden ragen frei über dieselbe rostralwärts vor. Im Gebiet der Synchondrose geht das Knorpelgewebe continuirlich von einer Seite auf die andere. Das proximale Ende eines jeden Meckel'schen Knorpels liegt lateral von der Pars cochlearis der Ohrkapsel, ventral von der Crista parotica (Taf. LXXII, Fig. 19, 20). Es erscheint gegenüber dem übrigen Knorpel von dorsal und medial nach ventral und lateral zusammengedrückt, zugleich etwas verbreitert, und endet in einen sich verjüngenden Fortsatz, der ventral- und medialwärts gerichtet ist und sich an seiner Spitze zugleich etwas nach vorn umbiegt (Taf. LXXI, Fig. 14, 15). Der Fortsatz ist das Manubrium mallei; der Körper des Malleus geht später aus dem proximalen verbreiterten Ende des Meckel'schen Knorpels hervor.

Die Anlage des Trommelfelles, in die das Manubrium eingebettet ist, stellt noch eine ziemlich dicke Substanzplatte dar (Taf. LXXII, Fig. 19; Textfig. 33). Das Cavum tympani, das ihre mediale Begrenzung bildet, hat jetzt schon eine beträchtliche Ausdehnung erreicht; der die laterale Begrenzung bildende äussere Gehörgang wird immer noch durch eine solide Epithelmasse dargestellt, die nur stellenweise den Beginn einer centralen Spaltbildung erkennen lässt.

Dem dorsalwärts blickenden Umfang des proximalen Endes des Meckel'schen Knorpels, und zwar des Theiles, aus dem das Caput mallei hervorgeht, liegt der Incus eng an (Taf. LXXI, Fig. 13—15; Taf. LXXII, Fig. 20). Derselbe lässt schon jetzt die Form erkennen, die er im erwachsenen Zustand zeigt, d. h. er stellt ein etwa dreiseitiges Knorpelplättchen dar mit einer vorderen, einer hinteren und einer lateralen Ecke, die zugleich etwas dorsalwärts gerichtet ist. Die eine, ventral- und etwas lateralwärts blickende Fläche liegt breit dem proximalen verbreiterten Ende des Meckel'schen Knorpels an, die andere dorsale Fläche, die zugleich etwas medialwärts blickt, legt sich mit ihrer lateralen Randpartie an den medialwärts umgebogenen Rand der Crista parotica und blickt im Uebrigen gegen den Sulcus facialis, der medial von jener Crista liegt (Taf. LXXII, Fig. 20). Von der vorderen abgerundeten Ecke des Ambosses aus zieht die mediale Seite horizontal nach

hinten zu der caudalen Ecke, die das Anlagerungsgebiet des Stapes darstellt. Die beiden anderen Seiten sind als vordere und hintere zu bezeichnen, beide verlaufen convergent lateralwärts und etwas nach oben und stossen in der lateralen Ecke zusammen. Die vordere Seite ist kürzer als die hintere, die auch nicht gleichmässig verläuft, sondern unter Bildung eines tiefen einspringenden Winkels. Die Folge davon ist, dass die laterale wie die hintere Spitze der dreieckigen Ambossplatte als besondere Fortsätze abgesetzt erscheinen. Der laterale ragt über den lateralen Rand des Kopfes des MECKEL'schen Knorpels heraus; es ist der einzige Theil des Ambosses, der die Grenzen des letzteren überschreitet (Taf. LXXI, Fig. 13). Der von der hinteren Ecke gebildete Fortsatz ist, wie schon gesagt, das Anlagerungsgebiet des Stapes, der mit seinem lateralen Ende von medial her an ihn anstösst (Taf. LXXI, Fig. 14, 15).

Die Verbindung zwischen Amboss und Hammer einerseits und Amboss und Steigbügel andererseits wird nur durch schmale Schichten von Bindegewebe mit stark abgeplatteten Kernen hergestellt (Textfig. 33).

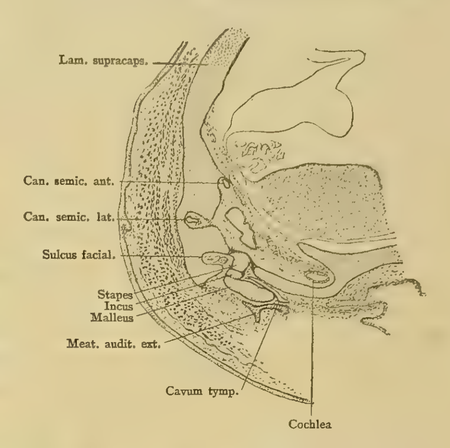


Fig. 33. Stadium 48a, Objecttr. 18, Reihe 3, Schnitt 4. Vergr. 20:1. Verbindung der drei Gehörknöchelchen unter einander.

Der Stapes (Taf. LXXI, Fig. 13—15) hat die Form einer kurzen, durchaus soliden Keule mit dickem medialen Kopf und etwas verjüngtem, lateral- und etwas ventralwärts gerichtetem Stiel. Ersterer liegt der Verschlussmembran der Fenestra vestibuli von aussen an und drängt dieselbe gegen den Raum der Labyrinthkapsel vor (Taf. LXXII, Fig. 18). Er füllt die Fenestra vestibuli noch nicht völlig aus, sondern ist kleiner als diese und lässt daher den Randbezirk jener Verschlussmembran, der in die Fensterränder übergeht, frei. Soweit die Verschlussmembran den Stapeskopf überzieht, ist sie, namentlich gegenüber früheren Stadien, sehr dünn; die freien Randpartien sind dicker. Das laterale Ende des Stapes stösst in schon oben geschilderter Weise gegen die mediale Fläche der hinteren Ecke des Ambosses.

Hyobranchialskelet. Der Vollständigkeit halber habe ich nicht nur das Hyoid, sondern auch die beiden das Thyreoid zusammensetzenden Bogen modellirt, so dass die Abbildungen Fig. 8, 9, 10, 16 der Tafeln LXX u. LXXI ein instructives Bild des gesammten Hyobranchialskeletes auf diesem Stadium geben. Das Corpus hyoidei wird durch eine Knorpelplatte hergestellt, die, von vorn oder hinten betrachtet, die Form eines quer liegenden Reckteckes zeigt, im Uebrigen in der Mitte etwas verdickt ist, nach den vier Rändern zu aber dünner wird. An ihre Seitenränder stossen von vorn her die Cornua hyalia (REICHERT-sche Knorpel) an, durch eine schmale Knorpelzone mit ihm verbunden, in der die Zellen dichter liegen, und die Grundsubstanz dementsprechend spärlicher ausgebildet ist. Jedes der beiden hyalen Hörner tritt in rostraler Richtung vom Körper ab, biegt aber bald unter ziemlich scharfer rostralwärts convexer Krümmung in die caudale Richtung um. Auch diese hält es nicht lange inne, sondern biegt bald in die laterale um, in der es allmählich dorsalwärts aufsteigt, um schliesslich homocontinuirlich in das hintere Ende der Crista parotica überzugehen. Auf diesem lateral-dorsalwärts gehenden Wege zeigt es auch noch einige leichte Krümmungen: zunächst (von ventral angefangen) eine nach hinten convexe, dann eine nach vorn convexe und endlich wieder eine nach hinten convexe. An diese schliesst sich dann das oberste Endstück an, das nach vorn und zugleich lateralwärts zu der hinteren-medialen Ecke der Crista parotica verläuft.

Der Scheitel der obersten (nach hinten convexen) Krümmung liegt dem caudal-lateralen Umfang der Pars cochlearis der Ohrkapsel dicht hinter der Fenestra vestibuli und in gleicher Höhe mit derselben eng an, durch eine dünne Bindegewebsschicht mit ihm verbunden, und auch der sich dorsalwärts anschliessende Abschnitt liegt zunächst noch eine kurze Strecke weit dicht neben der Ohrkapsel, ehe er ausgesprochener in die laterale Richtung zur Crista parotica abbiegt. Ueber diesem letzten Stück liegt das Foramen stylomastoideum primitivum, als hintere Oeffnung des unter der Crista parotica gelegenen Sulcus (Taf. LXXI, Fig. 10 u. 11). Durch das Foramen tritt der N. facialis mit der V. capitis lateralis heraus.

Die Cornua branchialia prima des Zungenbeins sind vom Zungenbeinkörper deutlicher, nämlich durch dünne Bindegewebszonen, abgesetzt und krümmen sich um den Lateralumfang des Pharynx herum bis auf den Dorsalumfang desselben, wo ihre hinteren Enden einander sehr nahe kommen (Taf. LXXI, Fig. 16). Man kann an einem jeden der beiden Hörner eine vordere, nach lateral-hinten aufsteigende und eine hintere nach medial-hinten absteigende Hälfte unterscheiden. An der Uebergangsstelle der beiden Hälften in einander, etwas mehr nach hinten, ist mit dem unteren Rande des Hornes das Branchiale II innig (homocontinuirlich knorpelig) verschmolzen (Taf. LXX, Fig. 8).

Das zweite und dritte Branchiale, d. h. das erste und zweite Thyreobranchiale, gehören zwar eigentlich nicht mehr zu dem hier behandelten Gebiete, mögen aber doch noch kurz erwähnt sein. Beide Bogenpaare werden an ihren vorderen Enden durch eine mediane unpaare Knorpelplatte (Thyreoidcopula) unter einander verbunden, die durch etwas jüngeren Charakter des Knorpelgewebes (dichter liegende Zellen, weniger Grundsubstanz) und durch leichte Einziehungen am dorsalen und ventralen Umfang von den Seitentheilen abgesetzt ist. Zwischen den Branchialia III stellt sie eine ziemlich breite Platte dar, während sie sich rostralwärts, zwischen den Branchialia II, schnabelförmig verschmälert. Das Verhalten der Seitentheile ist sehr einfach. Ein jeder stellt einen rundlichen Knorpelstab dar, der in der Hauptsache nach hinten, und zugleich etwas nach aussen gerichtet verläuft und dann frei endet. Das Branchiale II steht kurz vor seinem hinteren Ende in langer Linie in homocontinuirlicher Verbindung mit dem ventralen Rande des Cornu branchiale I des Zungenbeins (Taf. LXX, Fig. 8).

Knochen.

Abgesehen von den bei der Occipitalregion erwähnten Anfängen perichondraler Knochenbildung sind auch jetzt nur Deckknochen vorhanden; die Zahl derselben ist fast vollständig, nur das Pterygoid fehlt noch.

Parietale (Taf. LXIX, Fig. 6; Taf. LXX, Fig. 9; Taf. LXXIII u. LXXIX, Fig. 22—27). Stellt eine nicht sehr ausgedehnte Knochenplatte dar, die jederseits dem oberen Rande der knorpeligen Schädelseitenwand der Orbitotemporalregion aufliegt. Genauer gesagt, liegt es auf dem oberen Rande des hinteren Theiles der Ala orbitalis und der Commissura orbitoparietalis, bleibt jedoch von der Labyrinthregion noch ziemlich weit entfernt. Seine ventralwärts abgebogene laterale Randpartie deckt den oberen Theil der genannten Knorpelplatte von aussen. Auf Stadium 48a steht es noch mit keinem anderen Schädelknochen in Verbindung; am nächsten benachbart ist ihm das Frontale. Auf Stadium 48 hat es sich etwas weiter nach vorn hin ausgedehnt: sein vorderes Ende liegt jetzt lateral von der Commissura spheno-ethmoidalis und deckt hier das Frontale von aussen. Zwischen den beiderseitigen Parietalia ist das Schädelcavum weit offen.

Frontale (Taf. LXIX, Fig. 6; Taf. LXX, Fig. 9). Ist ebenfalls noch ganz lateral gelagert und erstreckt sich über die Aussenfläche der Commissura spheno-ethmoidalis und des hintersten Theiles der Nasenkapsel als vertical gestellte Platte, dehnt sich aber auch dicht vor der Fenestra cribrosa eine Strecke weit in horizontaler Lagerung auf das Dach der Nasenkapsel aus. Dagegen greift es auf den Dorsalumfang des Cavum cranii noch nicht über. Sein hinteres Ende bleibt von dem Parietale durch einen mässigen Zwischenraum getrennt; der vordere Rand schiebt sich unter das Nasale herunter; der ventrale Rand kommt dem

oberen des Maxillare nahe, erreicht ihn aber nicht. Der dorsale Rand ist ganz frei. Die Fissura orbitonasalis wird von dem Frontale ganz frei gelassen, dagegen das Foramen epiphaniale ganz zugedeckt (Taf. LXXIV, Fig. 27, 29). Der N. lateralis nasi verhält sich wie auf Stadium 46.

Gegenüber dem soeben geschilderten Befund (Stadium 48a) zeigt sich das Frontale auf Stadium 48 bereits etwas weiter entwickelt (Taf. LXXIV, Fig. 27—30). Sein ventraler Rand ist tiefer herabgewachsen und berührt sich jetzt vorn mit dem oberen Rand des Proc. frontalis oss. maxillaris, der nach aufwärts gewachsen ist. Das Maxillare schiebt sich dabei aussen über den Ventralrand des Frontale hinweg. Auch mit dem Parietale besteht jetzt Ränderdeckung: das vordere Ende dieses Knochens hat sich auf das hintere Ende des Frontale, das sich nach hinten weiter ausgedehnt hat, heraufgeschoben (Textfig. 34). Endlich hat sich auf diesem Stadium der obere Rand des Frontale in medialer Richtung weiter entwickelt, so dass der Knochen nun über dem oberen Rand der knorpeligen Schädelseitenwand (Commissura spheno-ethmoidalis) medialwärts umbiegt und mit einer schmalen, horizontal an der Decke des Schädelcavums gelegenen Partie directen Antheil an der Begrenzung desselben erhält.

Auf beiden Stadien ist aber, in Folge der ganz lateralen Lage der Parietalia und Frontalia, das Schädelcavum an seiner Decke von dem Tectum posterius bis zum Dach der Nasenkapsel vor der Fenestra cribrosa weit offen (Taf. LXIX, Fig. 6).

Squamosum (Taf. LXX, Fig. 9; Taf. LXXII u. LXXIII, Fig. 19—26). An dem Squamosum ist ein hinterer, kürzerer, aber in verticaler Richtung breiterer Abschnitt, der der Ohrkapsel und dem hinteren Theil der Commissura orbitoparietalis anliegt, von einem vorderen längeren, stark verschmälerten Abschnitt (Processus zygomaticus) zu unterscheiden, der sich weit nach vorn erstreckt und mit dem Proc. zygomaticus des Maxillare den Jochbogen bildet. Das Squamosum als Ganzes stellt eine viereckige Knochenplatte dar, an der je ein ventraler, hinterer, dorsaler und vorderer Rand unterscheidbar sind. Der ventrale Rand ist sehr lang und verläuft horizontal, der hintere viel kürzere Rand steigt etwa vertical auf, der dorsale Rand verläuft wieder horizontal, ist aber viel kürzer als der ventrale Rand, so dass der vordere Rand eine sehr schräge Verlaufsrichtung von hinten-oben nach vorn-unten einschlagen muss. Der hintere Abschnitt liegt aussen von der vorderen Hälfte der Crista parotica und der unmittelbar über derselben gelegenen Impression des seitlichen Ohrkapsel-Umfanges, gerade noch auf das vordere Ende der Prominentia semicircularis lateralis heraufragend. Diesen Theilen liegt der Knochen ziemlich eng an (Taf. LXXII, Fig. 20), dagegen wird er von dem Knorpelstreifen, der sich vorn an die Ohrkapsel anschliesst und der in die Commissura orbitoparietalis übergeht, durch einen Zwischenraum getrennt, in dem der M. temporalis liegt, und der somit den späteren vorderen Theil des Temporaliskanales bildet (Taf. LXXIII, Fig. 21). Erst oberhalb des Muskels lehnt sich das Squamosum mit seinem dorsalen Rande an die Aussenfläche der Commissura orbitoparietalis an. Auf die Aussenfläche der Ohrkapsel setzt sich der Temporaliskanal erst sehr wenig fort; der Muskel liegt hier zwischen dem obersten Rande des Squamosums und dem vordersten Theil der Kapsel (Taf. LXXII, Fig. 20). Dagegen werden die hintersten Ursprungsbündel des genannten Muskels, die oberhalb der Prominentia semicircularis lateralis der Ohrkapsel aufliegen, noch nicht von dem Knochen bedeckt, da dieser noch nicht so hoch in die Höhe ragt (Taf. LXXII, Fig. 19). Der hintere Theil des späteren Temporaliskanales besteht somit noch nicht. (Ueber das sonstige Verhalten des M. temporalis wird bei Besprechung des Unterkiefers gehandelt.)

Ueber den unteren Rand jenes präcapsulären Knorpelstreifens ragt das Squamosum ventralwärts vor (Taf. LXXIII, Fig. 21, 22); sein eigener ventraler Rand ist hier stark verdickt und kehrt eine schmale plane Fläche nach abwärts, gegen die der Ramus des Unterkiefers aufsteigt (s. Unterkiefer). Der vordere Theil

des ventralen Randes ist dünner und dem Proc. zygomaticus des Maxillare dorsal aufgelagert (Taf. LXIX, Fig. 7). Die übrigen Ränder sind ganz frei.

Nasale (Taf. LXIX, Fig. 6; Taf. LXX, Fig. 9; Taf. LXXIV, Fig. 31, 32). Das Nasale ist auf diesem Stadium ein nicht sehr ausgedehnter Knochen von viereckiger Gestalt, der am Dach und lateralen Umfang des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel seine Lage hat. Der hintere, zugleich etwas dorsal gekehrte Rand schiebt sich etwas auf den Vorderrand des Frontale caudalwärts vor; der ventrale, schräg von hinten und oben nach vorn und unten verlaufende Rand schiebt sich unter den oberen des Maxillare; die vordere abwärts gerichtete Ecke unter das Septomaxillare (Textfig. 34). Der dorsale und der vordere Rand sind frei. Zwischen dem Nasale und der Nasenkapsel verläuft nach wie vor der N. lateralis nasi; durch die Foramina, die den Knochen durchsetzen, treten Gefässchen und wohl auch dünne Aestchen des genannten Nerven hindurch.

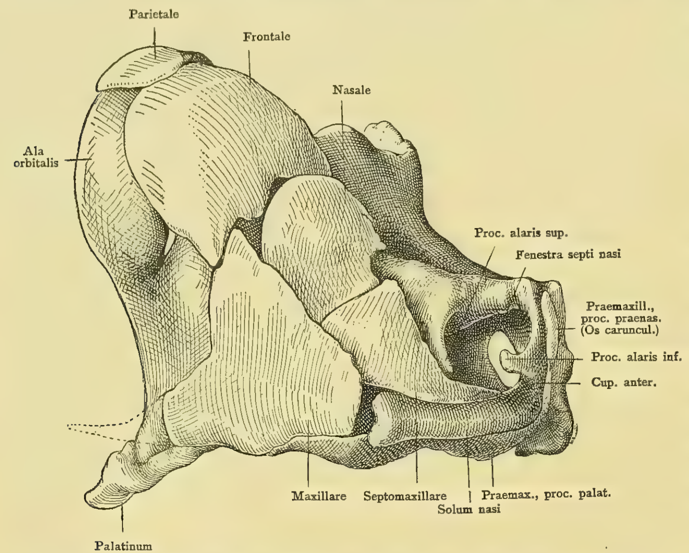


Fig. 34. Dasselbe Modell wie Fig. 31, von rechts und vorn. Nach GAUPP, 1905a. (Abbildung auf 2/8 verkleinert.)

Septomaxillare (Taf. LXX, Fig. 9, Taf. LXXIV, Fig. 32—35). Auch dieser Knochen hat an Ausdehnung gewonnen und steht jetzt zu anderen in engen topographischen Beziehungen. Er stellt eine im Ganzen vierseitige Knochen platte dar, mit einem ventralen, caudalen, dorsalen und vorderen Rande, — deren vordere-untere Ecke sich aber in einen langen schmalen Fortsatz auszieht, so dass der vordere Rand des ganzen Knochens sehr schräg nach vorn-abwärts verläuft. Der vorderste Theil liegt als platter schmaler Streifen der weit lateralwärts vorspringenden Crista marginalis des Nasenkapselbodens unterhalb der Apertura nasalis auf und bildet so die ventrale Begrenzung des vorderen Hauptabschnittes der Fenestra narina; der Haupttheil des Knochens steigt als vertical stehende Knochenplatte an der Seitenwand der Nasenkapsel auf und deckt dabei den hinteren kleineren Abschnitt der Fenestra narina (zwischen dem Hinterrand der Fenestra und dem Processus alaris superior), s. Textfig. 34. Der dorsale, zugleich etwas caudalwärts blickende Rand des Septomaxillare schiebt sich etwas auf den Vorderrand des Nasale herauf, der absteigende Hinterrand etwas unter das Maxillare herunter.

Von den beiden Aesten, in die sich der N. lateralis nasi theilt, nachdem er unter dem Nasale hervorgetreten ist, wird jetzt der laterale auf seinem ventralwärts zur Fenestra narina gerichteten Verlauf von dem Septomaxillare bedeckt. Der mediale läuft noch frei, auf dem Nasenkapseldach liegend, nach vorn.

Parasphenoid (Taf. LXXIII, Fig. 22—25; Textfig. 35). Ist ein länglicher Knochen, der an der Ventralfläche der Schädelbasis, zwischen dieser (dorsal) und dem Palatinum (ventral) gelagert ist. Sein hinteres Ende liegt in dem Stadium 48 lateral vom Foramen caroticum, in Stadium 48a reicht es noch nicht

ganz so weit caudalwärts; das vordere Ende stösst an den Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel an. Mit seinem grösseren hinteren Abschnitt (etwa 2/3) legt sich der Knochen an den ventralwärts gebogenen Theil der Ala temporalis an, wobei er diesem seine laterale Fläche zukehrt (Textfig. 35). Dem Processus pterygoideus liegt er wie schon auf Stadium 46 ganz besonders innig an, so dass streckenweise sogar eine trennende Bindegewebsschicht fehlt (Taf. LXXIII, Fig. 23). In dem Gebiet vor der Ala temporalis stellt der vordere Abschnitt des Knochens (Taf. LXXIII, Fig. 24, 25) eine niedrige vertical stehende Platte dar, die eine Fläche medial-, die andere lateralwärts kehrt, mit ihrem breiteren ventralen Rande dem Palatinum aufruht, mit dem dünneren dorsalen Rande aber, wenigstens auf Stadium 48, die hier sehr schmale Basis cranii (den Balkenboden) nahe ihrem lateralen Rande berührt. (Auf Stadium 48a bleibt der dorsale Rand noch durch einen kleinen Zwischenraum von der Schädelbasis getrennt.) Rostralwärts reicht der Knochen an der Schädelbasis bis an die Unterfläche des hintersten Theiles der Lamina transversalis posterior. Die mediale Fläche des Parasphenoids blickt in ihrer ganzen Länge gegen die Schleimhaut des Ductus nasopharyngeus, der besonders von dem vorderen Abschnitt des Knochens eine laterale Skeletwand erhält. Die laterale Fläche liegt im Gebiet der beiden hinteren Drittel des Knochens der Ala temporalis an, im Gebiet des vorderen Abschnittes ist sie frei und blickt gegen den vorderen Theil des Cavum epiptericum, das jetzt von dem Hauptraum der Orbitotemporalhöhle durch die Membrana spheno-obturatoria abgetrennt wird (Taf. LXXIII, Fig. 23, 24). Dieser vordere Abschnitt des Parasphenoids wird auf Stadium 48 und allen älteren Stadien von einem Foramen, dem For. parabasale, durchbohrt, durch das der N. parabasalis (N. Vidianus) von medial nach lateral hindurchtritt, um sich mit dem Ganglion sphenopalatinum zu verbinden, das lateral vom Parasphenoid in dieser Gegend gelagert ist. In Stadium 48a (ebenso wie in Stadium 47) tritt der Nerv nicht durch den Knochen, sondern zwischen ihm und der knorpeligen Schädelbasis nach aussen. Das dürfte somit der für das jüngere Stadium charakteristische Verlauf sein.

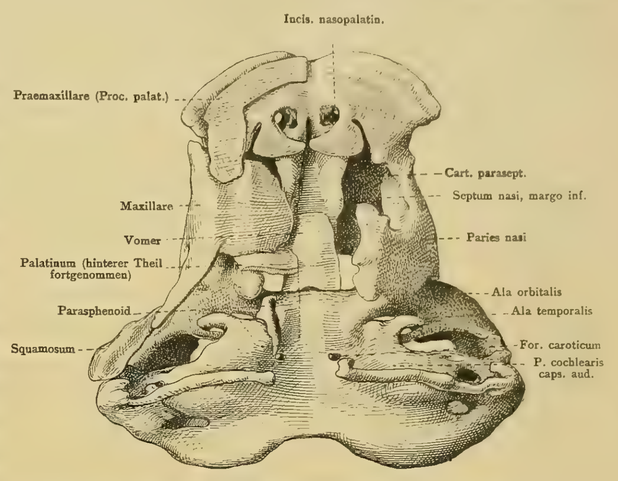


Fig. 35. Das nach Serie 48 hergestellte Modell, von der Ventralfläche. Nach GAUPP, 1905a. Vom Palatinum ist der hintere Theil entfernt, um das Parasphenoid an der Schädelbasis sichtbar zu machen. Vergr. ca. 4:9.

Vomer (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXXIV, Fig. 27—30). Der Vomer liegt jetzt als schmaler, platter, einheitlicher Knochen dem Ventralrand des Septum nasi an; hinten läuft er in zwei kurze Zacken aus. Seine beiden Ränder biegen sich ein wenig aufwärts, so dass der Knochen im Ganzen die Form einer flachen, dorsalwärts offenen Rinne besitzt. Vorn endet der Vomer hinter den hinteren Enden der Cartilagines paraseptales, hinten kurz vor der Lamina transversalis posterior, zwischen den Ductus nasopharyngei. Unter seiner vorderen Hälfte schieben sich die Processus palatini der Maxillaria, unter seiner hinteren die Partes horizontales der Palatina gegen die Mittellinie vor, ohne dieselbe zu erreichen; die medialen Ränder der genannten Knochenplatten bleiben von der Unterfläche des Vomers durch schmale Zwischenräume getrennt.

Praemaxillare. Das Modell (Taf. LXIX, Fig. 6, 7; Taf. LXX, Fig. 9; siehe auch Textfig. 34 und 35) zeigt das Praemaxillare in einem Verhalten, das dem von Stadium 47 bereits geschilderten entspricht. Der Knochen besteht aus dem einheitlichen unpaaren Pränasaltheil, der vor der Spitze des Ethmoidalskeletes zwischen den beiden Cupulae anteriores aufsteigt, und den zwei paarigen Palatintheilen, platten schmalen Knochenstreifen, die sich an das ventrale Ende des Pränasaltheiles anschliessen und sich an der Ventralfläche des Nasenkapselbodens, jederseits ganz lateral gelagert, nach hinten erstrecken. Ihr hinteres Ende liegt nicht mehr dem Ethmoidalskelet an, sondern schiebt sich auf die Ventralfläche der Maxillaria herauf (Taf. LXXIV, Fig. 31—36). Am Nasenkapselboden nimmt das Praemaxillare nicht den lateralen Rand ein, sondern liegt medial von der Crista marginalis, so dass diese noch weiter lateralwärts vorspringt. Durch sie wird das Praemaxillare von dem Septomaxillare getrennt, das der Dorsalfläche der Crista aufliegt. Beachtung verdient noch der mediale Rand des Praemaxillare: derselbe verläuft in einem kurzen vordersten Abschnitt gerade von vorn nach hinten, nahe dem des andersseitigen Knochens, in seinem grösseren hinteren Abschnitt aber schräg von vorn-innen nach hinten-aussen und zugleich im Ganzen medialwärts concav gekrümmt. — Ausser mit dem Maxillare steht das Praemaxillare mit weiter keinem Knochen in Verbindung.

Auf Stadium 48a ist der Processus praenasalis des Praemaxillare noch kürzer als auf Stadium 48; auf dem ersteren reicht er noch nicht bis zum Niveau des Dorsalumfanges der Fenestra narina, auf dem letzteren sogar über dies Niveau heraus (Textfig. 34). Ueber der Caruncula macht sich auf Stadium 48 eine besondere Verdickung des Stratum corneum der Epidermis bemerkbar. — Beachtung verdient noch, dass der Palatintheil des Praemaxillare mit seinem vordersten Ende dem Nasenkapselboden ganz innig, ohne trennendes Bindegewebe, anliegt.

Maxillare (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXX, Fig. 9; Taf. LXXIII u. LXXIV, Fig. 25—32). Die schon auf dem vorigen Stadium unterschiedenen Abschnitte des Maxillare: Corpus, Processus frontalis, Proc. palatinus und Proc. zygomaticus, sind auch jetzt deutlich erkennbar. Der durch seine Dicke ausgezeichnete Körper zeigt auf dem Querschnitt etwa die Form eines rechtwinkligen Dreieckes: die eine Kathete blickt lateralwärts gegen die Gesichtshaut, die andere ventralwärts gegen die Gaumenschleimhaut, die etwas concav gekrümmte Hypotenuse liegt der Lateralfläche und dem unteren Rande der Nasenkapsel-Seitenwand an und blickt mit ihrer oberen Hälfte gegen die letztere, mit ihrer unteren Hälfte gegen den Ventralumfang der Nasenhöhle (Taf. LXXIV, Fig. 30, 31). Der abgerundete rechte Winkel bildet demnach den Kieferrand. Vorn reicht der Körper des Maxillare bis nahe an das hintere Ende der Crista marginalis des Nasenkapselbodens heran (Taf. LXX, Fig. 9); caudalwärts reicht er bis etwa zu der Mitte des Weges zwischen der Spitze des Proc. maxillaris anterior und der des Proc. maxillaris posterior (Taf. LXIX, Fig. 7). In diesem ganzen Gebiete liegt der Körper des Maxillare dem unteren Theil der Nasenkapsel-Seitenwand eng an. Der Proc. maxillaris anterior der Nasenkapsel liegt ihm auf und drängt ihn natürlich in diesem Gebiet von dem eigentlichen Ventralrand der Seitenwand eine Strecke weit ab (Taf. LXXIV, Fig. 29, 30).

Am hinteren, gegen die Orbita gerichteten Ende des Körpers befindet sich der Eingang in den Infraorbitalkanal, Aditus canalis infraorbitalis. An seinem ventralen Umfange springt, als Fortsetzung der Ventralwand des Körpers, die Crista infraorbitalis gesimsförmig caudalwärts vor, unter dem vordersten Winkel der Orbita einen Boden bildend, über den der N. maxillaris hinwegläuft, bevor er in den Infraorbitalkanal eintritt. Auch an dem vorderen verjüngten Ende des Körpers öffnet sich der Infraorbitalkanal: Exitus canalis infraorbitalis; dadurch, dass sich hier die laterale Wand des Körpers noch eine kurze Strecke weit nach vorn, zwischen dem Septomaxillare und dem Praemaxillare fortsetzt, kommen zwischen ihr und den beiden genannten Knochen zwei Lücken zu Stande, durch die die beiden aus dem Infraorbitalkanal heraustretenden Theiläste des N. infraorbitalis hindurchpassiren: eine obere,

For. maxillofaciale anterius, zwischen Maxillare und Septomaxillare, und eine untere, For. maxillopalatinum anterius, zwischen Maxillare und Praemaxillare (Taf. LXX, Fig. 9). Während seines Verlaufes innerhalb des Oberkiefers giebt endlich der N. infraorbitalis noch eine Anzahl dünnerer Aeste ab, die den Knochen durchsetzen. Eine solche Auslassöffnung, das For. maxillopalatinum posterius (Taf. LXIX, Fig. 7), führt gegen die Gaumenschleimhaut und ist die Ausmündung eines engen Kanales, der vom Canalis infraorbitalis selbst in schräg medial-ventraler Richtung abzweigt. Es liegt etwa in gleicher Querschnittshöhe mit dem hinteren Ende der Cartilago paraseptalis. Durch die laterale Wand des Oberkieferkörpers gegen die Gesichtshaut hin führen Foramina maxillofacialia posteriora, deren ich auf dem vorliegenden Stadium drei deutlich erkenne, zwei mehr ventral und ein mehr dorsal gelegenes (Taf. LXX, Fig. 9). Spätere Stadien zeigen eine grössere Zahl; theils mag später eine Zerlegung von früher einheitlichen Oeffnungen in mehrere erfolgen, theils ist die Zahl wohl thatsächlich individuellen Schwankungen unterworfen, theils endlich mögen auf den jüngeren Stadien in der blassen Karminfärbung dünne Nervenästchen unerkannt geblieben sein. (Lücken im Knochen, die mit der Herausleitung von Nerven oder Gefässen nichts zu thun haben, finden sich daneben nicht selten, s. Taf. LXIX, Fig. 7, an der Gaumenfläche des Maxillare.)

An seinem oberen Rande geht der Körper des Oberkiefers in den Processus frontalis über, eine breite Platte, die an der Nasenkapsel-Seitenwand gegen das Nasale und das Septomaxillare aufsteigt und sich mit ihrem oberen Rande jetzt (Stadium 48a) ein wenig auf diese beiden Knochen heraufschiebt (Taf. LXX, Fig. 9). Auf Stadium 48 deckt sie auch die vordere-untere Ecke des Frontale ein wenig (Textfig. 34). — Der Processus palatinus schliesst sich an die ventral-mediale Kante des Corpus maxillae an und dehnt sich in grösserer Breite als früher in den secundären Gaumen hinein medialwärts aus, einen knöchernen Boden für die Nasenhöhle bildend. Die beiderseitigen bleiben noch durch einen grösseren Zwischenraum von einander getrennt. Das hintere Ende des Proc. palatinus schiebt sich auf die Ventralfläche des Palatinums herauf (Taf. LXIX, Fig. 7), das vordere wird ventral vom Praemaxillare überlagert. Der Proc. zygomaticus endlich erscheint als stark verschmälerte caudale Fortsetzung der lateralen Wand der Oberkieferkörpers; er ragt weit nach hinten vor und schiebt sich eine Strecke weit an dem Ventralumfang des Processus zygomaticus ossis squamosi entlang, mit diesem den Arcus zygomaticus bildend (Taf. LXX, Fig. 9).

Palatinum (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXX, Fig. 9; Taf. LXXIII u. LXXIV, Fig 22—27). Von den beiden Abschnitten, die das Palatinum auf späteren Stadien unterscheiden lässt, der Pars horizontalis und der Pars perpendicularis, ist die letztere auch jetzt noch sehr gering entwickelt. Die Pars horizontalis stellt, wie das Modell (Taf. LXIX, Fig. 7) zeigt, eine lange und schmale Knochenplatte dar, die an der Ventralfläche der Schädelbasis in kurzer Entfernung von der Mittellinie gelagert ist. Die beiderseitigen berühren sich also noch nicht, sondern lassen einen medianen Zwischenraum zwischen sich, dessen vorderster Abschnitt unterhalb des Vomer liegt (Taf. LXXIV, Fig. 27). Wie vorher, so liegt auch jetzt der vordere Theil (etwa $^2/_5$ der Länge) des Knochens dem ventralen Rande der Nasenkapsel-Seitenwand an (Taf. LXXIII, Fig. 26), und zwar stellenweise ohne trennendes Bindegewebe; der dahinter folgende Theil wird von der Schädelbasis durch das Parasphenoid getrennt (Taf. LXXIII, Fig. 24, 25), und erst das hintere Ende des Palatinums liegt wieder mit seiner lateralen Partie ventral von der Schädelbassis (Ala temporalis) selbst und wird von dieser nur durch eine nicht sehr dicke Bindegewebsschicht getrennt (Taf. LXXIII, Fig. 23). Das vordere Ende des Palatinums wird von dem Processus palatinus des Maxillare eine Strecke weit ventral überlagert. Maxillare, Parasphenoid und Vomer sind somit die drei Deckknochen, zu denen das Palatinum in nachbarliche Beziehungen tritt.

Der hinterste Abschnitt der Pars horizontalis des Gaumenbeins stellt nur eine dünne Knochenplatte dar (Taf. LXXIII, Fig. 23), wohingegen der mittlere Abschnitt durch eine beträchtliche Verdickung seiner lateralen Randpartie ausgezeichnet ist (Taf. LXXIII, Fig. 24, 25). Dieses Verhalten reicht nach vorn bis an den Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel. An diesen stösst jene verdickte Randpartie von hinten her an und theilt sich hier gewissermaassen in drei Lamellen, die sich nach vorn weiter fortsetzen, indem sie den ventralen Rand der Nasenkapsel-Seitenwand umfassen (Taf. LXXIII, Fig. 26). Die Lamelle, die dem genannten Rand von unten anliegt, erscheint auch weiterhin nur als der laterale Abschnitt der Pars horizontalis des Palatinums; die beiden anderen erheben sich vertical auf ihr und fassen jenen Rand zwingenartig zwischen sich, d. h. die eine steigt lateral, die andere medial von ihm auf. Beide zusammen repräsentiren die Pars perpendicularis des Palatinums, an der somit eine Lamina lateralis und eine Lamina medialis unterscheidbar sind. Die Lamina lateralis ist ausgedehnter, allerdings vorläufig auch noch nicht bedeutend, die Lam. medialis ist erst sehr niedrig. Vorn endet das Palatinum, indem sich seine Pars horizontalis noch eine Strecke weit längs des unteren Randes der Nasenkapsel-Seitenwand, über dem Processus palatinus des Maxillare, vorschiebt, noch hinter dem Proc. maxillaris anterior der Nasenkapsel.

Die Ventralfläche der Pars horizontalis des Palatinums blickt fast in ganzer Ausdehnung gegen das Dach der Mundhöhle, von dem nur ihr vorderster Theil durch das Maxillare getrennt wird (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXXIII u. LXXIV, Fig. 23—27). Die Dorsalfläche blickt mit ihrem grösseren medialen Abschnitt gegen den hinteren Theil der Nasenhöhle, den Nasenrachengang der gleichen Seite und endlich (am meisten caudal) gegen die gleichseitige Hälfte des einheitlichen Nasenrachenganges (Taf. LXXIII u. LXXIV, Fig. 23—27), einen noch unvollkommenen Skeletboden für die genannten Räume bildend. Die laterale, schmälere Hälfte der Dorsalfläche dient zur Anlagerung an die eingangs genannten Skelettheile, springt aber auch etwas über das Parasphenoid hinaus lateralwärts vor und bildet so vor der Ala temporalis einen allerdings sehr schmalen Boden des Cavum epiptericum (Taf. LXXIII, Fig. 24 und 25).

Was die Foramina und Kanäle des Palatinums anlangt, so zeigt das nach der Serie 48a hergestellte Modell an der Lateralfläche des Knochens (Taf. LXX, Fig 9) ein grosses Foramen, während dasselbe bei 48 in ein vorderes For. sphenopalatinum und ein hinteres For. pterygopalatinum zerlegt ist. Das For. sphenopalatinum erhält dabei in Stadium 48 seinen dorsalen Abschluss erst durch den Ventralrand der Seitenwand der Nasenkapsel, ist also am Knochen selbst nur erst als Incisur vorhanden. In der völligen knöchernen Umrandung des grossen Foramens zeigt somit Serie 48a den weiter vorgeschrittenen Zustand, während die Einheitlichkeit der Oeffnung noch ein ursprünglicheres Verhalten repräsentirt. Wie vorher, so führt auch jetzt das Foramen sphenopalatinum (resp. bei 48a der vordere Theil der grossen einheitlichen Oeffnung) sowohl zwischen Palatinum und Nasenkapsel-Seitenwand in die Nasenhöhle, als auch rückwärts in den Canalis pterygopalatinus, der in dem Knochen selbst liegt und auch durch das For. pterygopalatinum (resp. die hintere Hälfte des einheitlichen Foramens bei 48a) von lateral her zugängig ist. Aus dem Canalis pterygopalatinus führt auf Stadium 48a ein einheitliches Foramen palatinum ventralwärts heraus (Taf. LXIX, Fig. 7); auf Stadium 48 ist dasselbe in zwei, ein For. palatinum anterius und ein For. palatinum posterius, zerlegt.

Tympanicum. Das Tympanicum ist gegen Stadium 46 grösser geworden, zeigt aber noch eine sehr primitive Form. Wie die Seiten- und die Unteransicht des Modelles (Taf. LXIX, Fig. 7 und Taf. LXX, Fig. 9) ergeben, stellt es eine dünne und schmale Knochenspange dar, die nach hinten concav gekrümmt ist. Man kann einen vorderen und einen medial-ventralen Schenkel unterscheiden. Der vordere Schenkel zieht ventral-medial von dem Meckel'schen Knorpel und parallel demselben von hinten, aussen, oben nach vorn, innen,

unten und biegt vorn in den wieder nach rückwärts ziehenden medial-ventralen Schenkel um. Die Umbiegungsstelle springt schon jetzt nach vorn hin als kurze Ecke vor. Wie das Modell zeigt, liegt das Tympanicum ventral von der Pars cochlearis der Ohrkapsel, etwa in gleicher Ebene wie die Ventralfläche der letzteren; die durch seine beiden Schenkel bestimmte Ebene liegt also im Wesentlichen horizontal, mit geringer Neigung von lateral-dorsal nach medial-ventral. Der vordere Schenkel kommt dem am medialen Umfang des Meckel'schen Knorpels gelegenen Goniale sehr nahe (Taf. LXXIII, Fig. 21), der medial-ventrale Schenkel hat seine Lage zwischen der lateral-ventralen Wand des tubotympanalen Raumes und der soliden epithelialen Zellmasse, die die Anlage des Meatus acusticus externus darstellt (Taf. LXXII, Fig. 19 und 20). Der Viertelring, den das Tympanicum in seiner Gesammtheit bildet, umzieht die trennende Bindegewebsschicht zwischen beiden genannten Gebilden von vorn und medial.

Goniale. Das Goniale ist ein kleiner länglicher Knochen, der dem medial-ventralen Umfang des Meckel'schen Knorpels in kurzer Entfernung vor dem Gelenkende eng anliegt (Taf. LXXI, Fig. 13—15; Taf. LXXIII, Fig. 21). Entsprechend dem Verlauf des Meckel'schen Knorpels ist es selbst schräg von hinten-oben nach vorn-unten gerichtet und liegt so parallel dem lateral-vorderen Schenkel des Tympanicums, vor und dorsal von demselben und ihm eng benachbart (Taf. LXXIII, Fig. 21). Es verhält sich durchweg als Deckknochen, bleibt also von dem Meckel'schen Knorpel durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt.

Mandibula (Taf. LXXI—LXXIV, Fig. 13; 22—28; 31, 32, 34). Die Mandibula ist ein langer schmaler Knochen, der mit dem grössten Theil seiner Länge in nachbarlichen Beziehungen zu dem Meckel'schen Knorpel steht. Man kann an ihm schon jetzt den Körper und den aufsteigenden Ast unterscheiden, die beide unter einem sehr stumpfen Winkel in einander übergehen. Die ganze hintere Hälfte des Körpers stellt noch eine einfache platte Knochenspange dar, die in der Hauptsache dorsal vom Meckel'schen Knorpel liegt und mit ihrer ventralen Kante ventral- und etwas medialwärts gegen denselben blickt (Taf. LXXIII, Fig. 23—26). Die vordere Hälfte zeigt ein anderes Verhalten: sie umschliesst eine Strecke weit einen Canalis mandibulae, in dem der N. alveolaris inferior verläuft. Die platte Knochenspange, die die hintere Hälfte des Unterkieferkörpers repräsentirt, bildet in ihrer vorderen Verlängerung die laterale Wand des Kanales, an dem ausserdem noch eine mediale und eine allerdings noch dünne und unvollständige ventrale zu unterscheiden sind. Der den Kanal einschliessende Abschnitt des Unterkiefers sitzt wie eine Kappe dem dorsalen Umfang des Meckel'schen Knorpels auf (Taf. LXXIV, Fig. 27, 28) und sendet nur in der Verlängerung der lateralen Wand eine solide Leiste am Lateralumfang des Knorpels herab. Der Querschnitt des oberen den Kanal umschliessenden Theiles des Knochens ist anfangs (hinten) dreieckig, da die mediale und die laterale Kanalwand in einer dorsalen Kante zusammenstossen; weiter vorn rundet sich die letztere zu einem Bogen ab, und der Querschnitt des Knochens wird zugleich niedriger, sichelförmig (Taf. LXXIV, Fig 31). Die ventrale Kanalwand liegt dem Meckel'schen Knorpel mit concaver Krümmung an. Der Canalis mandibulae beginnt am medialen Umfang des Knochens mit weiter hinterer Oeffnung, durch die der N. alveolaris inferior eintritt (Taf. LXXI, Fig. 13). Dieselbe (das Foramen mandibulare posterius) liegt zur Zeit noch sehr weit vorn, doch setzt sich über sie hinaus caudalwärts als Verlängerung der medialen Kanalwand noch ein schmaler Knochenstreifen weiter fort, dem Meckel'schen Knorpel dorsal aufgelagert, und medial von dem N. alveolaris inferior. Darin ist also schon angedeutet, dass sich die Umschliessung des Nerven in der Folge weiter caudalwärts fortsetzt, und damit das For. mandibulare posterius weiter zurück verlagert wird. Weiter nach vorn zu senkt sich der Knochen vom dorsalen Umfang des Meckel'schen Knorpels an den lateralen Umfang desselben herab: die vorher ventrale Kanalwand wird damit zur medialen. In der Gegend des Hinterrandes der Synchondrose zwischen den beiderseitigen Meckel'schen Knorpeln hört diese Wand dann ganz auf, und der vorderste Theil der Mandibula bildet nun wieder eine einfache solide Lamelle, die lateral vom Meckel'schen

Knorpel liegt und noch etwas weiter noch vorn reicht als dieser (Taf. LXXIV, Fig. 32). Damit hört dann natürlich auch der geschlossene Unterkieferkanal auf; derselbe öffnet sich weit nach vorn hin, und der N. alveolaris inferior tritt, nachdem er noch einen lateralen Ast durch ein die laterale Kanalwand durchbohrendes Foramen mandibulare medium entsendet hat, aus jenem heraus und verläuft nun zwischen Knochen und Knorpel noch eine Strecke weit nach vorn weiter, um endlich mit einem Ast dorsal-, mit einem anderen ventralwärts zwischen beiden Gebilden hervorzutreten.

An den Körper des Unterkiefers schliesst sich hinten unter sehr stumpfem Winkel der aufsteigende Ast an, der als schmale Knochenspange dorsal-lateralwärts strebt und sich dabei beträchtlich verjüngt, um spitz aufzuhören. Das Bildungsgewebe, das den Unterkiefer umgiebt und das im Bereich des Körpers nur ein nicht sehr dickes Periost bildet, nimmt am Ramus sehr stark an Mächtigkeit zu und lässt hier zwei Schichten deutlich unterscheiden: eine sehr dicke innere, die aus dicht an einander gedrängten grossen Zellen besteht, und eine dünne äussere von mehr faserigem Charakter, mit abgeplatteten zelligen Elementen. Ihre grösste Mächtigkeit erreicht die Masse in der Umgebung der Spitze des Ramus (Taf. LXXIII, Fig. 22); sie besitzt hier fast kreisrunden Querschnitt und enthält nur in der Mitte als kleines Centrum die zackigen Knochenbälkchen. Doch setzt sie sich auch caudalwärts über die Spitze des Knochens hinaus noch etwas fort (Taf. LXXIII, Fig. 21). An dieser periostalen Bildungsmasse setzen die Kiefermuskeln an; da, wo das nicht der Fall ist, ist sie scharf gegen die Umgebung begrenzt.

Von den Muskeln ist von besonderem Interesse der M. pterygoideus externus, der von der Aussenfläche der Membrana spheno-obturatoria entspringt und in fast horizontalem Verlaufe von vorn und medial her an den Theil des geschilderten Bildungsgewebes herantritt, der das oberste Ende des Unterkiefers umgiebt. An dieser Gewebsmasse setzt er breit in der Weise an, dass seine Fasern von medial her auf ihren dorsalen, medialen und ventralen Umfang ausstrahlen (Taf. LXXIII, Fig. 22). Das Gewebe zwischen dem dorsalen Umfang jener Bildungsmasse und der dicken periostalen Bindegewebslage am Ventralrand des Squamosums ist auf Stadium 48a schon sehr locker geworden, auf Stadium 48 zeigt sich in ihm als erste Andeutung der Kiefergelenkhöhle ein Spaltraum, der allerdings noch nicht scharf begrenzt ist und noch von vereinzelten anastomosirenden Zellen durchsetzt wird. Er dehnt sich medialwärts bis auf die Dorsalfläche des M. pterygoideus externus aus.

Was die übrigen Muskeln des Unterkiefers anlangt, so zeigen dieselben jetzt doch noch manche Abweichungen von dem Verhalten, das Schulman (1906) für die erwachsene *Echidna* beschrieben hat, so dass es wohl berechtigt ist, darauf kurz einzugehen.

Der M. detrahens mandibulae, dessen Innervation durch den Trigeminus ich bestätigen konnte (1905c), hat sein hinteres Ende lateral von der Hammer-Amboss-Verbindung an einer kräftigen Bindegewebsplatte, die vom lateralen Umfang der Crista parotica aus im Anschluss an den ventralen Rand des Squamosums ventralwärts herabsteigt. Ihre sonstige Bedeutung ist mir nicht klar geworden (Taf. LXXII, Fig. 19 und 20). Der Muskel (Taf. LXXII u. LXXIII, Fig. 19—22) beginnt hier sehr dünn, wird, indem er in horizontalem Verlaufe vorwärts zieht, dicker und setzt an der periostalen Gewebsschicht an, die die Aussenfläche des hinteren Unterkieferabschnittes bedeckt. Die Insertion beginnt unterhalb des oberen Endes des Knochens und steigt am Ramus bis zum Winkel herab, geht sogar von hier noch etwas weiter nach vorn.

Der M. temporalis anterior (M. pterygoideus internus Autt.) entspringt von der Membrana spheno-obturatoria, ventral vom M. pterygoideus externus und dicht über der Ala temporalis, und steigt von hier aus lateralwärts herab, um an der medialen Fläche des Unterkiefers in der Gegend des Angulus mandibulae in die periostale Gewebsmasse auszustrahlen (Taf. LXXIII, Fig. 23—25).

Die übrige Masse des M. temporalis gliedert Schulman noch in ein Caput posterius und ein Caput medium (dem die Pars orbitalis des Cap. anterius angeschlossen ist). Was zunächst das Caput posterius anlangt, so ist es nicht leicht, die Querschnitte der dasselbe zusammensetzenden spärlichen Muskelbündel in der Serie zu verfolgen, ich glaube mich aber nicht zu irren, wenn ich angebe, dass dieselben sich schon jetzt weit nach hinten auf die Ohrkapsel erstrecken (Taf. LXXII u. LXXIII, Fig. 17—21).

Man findet hier in der Nische auf der Aussenfläche der Oberkapsel oberhalb der Prominentia semicircularis lateralis in der Umgebung der A. occipitalis die Querschnitte einer Gruppe von Zellen, die nicht gut etwas anderes sein können als embryonale Muskelzellen und sich auch durch den Vergleich mit zweifellosen Muskeln sowie auf Grund der Untersuchung späterer Stadien als solche ergeben. Sie breiten sich in dünner Schicht in der genannten flachen Nische aus. Nach vorn hin ziehen sie sich mehr ventralwärts zurück und gehen über die Aussenfläche der unteren Randpartie der Commissura orbitoparietalis in solche Faserbündel über, die von der letzteren selbst kommen und das Caput medium des Temporalis zusammensetzen (Taf. LXXIII, Fig. 23—26). Was besonders bemerkenswerth erscheint, ist, dass jene Fasern erst zu einem Theil in einen Canalis temporalis eingeschlossen sind. Ihre hinteren Partien liegen auf der Ohrkapsel frei zu Tage, da das Squamosum noch nicht weit genug in die Höhe reicht, um sie bedecken zu können; erst gegen den vorderen Rand der Ohrkapsel hin und auf der Commissura orbitoparietalis werden sie bereits von dem oberen Theil des Squamosums aussen bedeckt. Diese vorderen kräftiger entwickelten und deutlicheren Faserbündel zeigen durch ihre Verlaufsrichtung, dass sie die Innenfläche des Squamosums resp. das dieselbe überziehende periostale Bindegewebe als Ursprung benutzen; die hinteren Fasern hören in dem Bindegewebe auf, das die Aussenfläche der Ohrkapsel bedeckt. — Das C a p u t m e d i u m des Temporalis (Taf. LXXIII, Fig. 23—26) ist viel kräftiger und schliesst sich am vorderen Ausgang des Canalis temporalis an die Bündel des Caput posterius an. Die Ursprünge gehen hier von der Innenfläche des Squamosums aus auf den unteren Rand der Commissura orbitoparietalis und dann, weiter vorn, auf die Aussenfläche der Ala orbitalis und die Membrana spheno-obturatoria über. An der Aussenfläche der Ala orbitalis entspringt der Muskel da, wo die Ala aus der horizontalen Richtung in die verticale umbiegt (Taf. LXXIII, Fig. 26), einige Bündel lassen sich auch an der Aussenfläche der Ala noch weiter aufwärts gegen den unteren Rand des Frontale hin verfolgen. Das vordere Ende des Muskelursprunges liegt oberhalb der Radix anterior der Ala orbitalis.

Was die I n s e r t i o n anlangt, so finde ich, dass das Caput posterius und der grösste Theil des Caput medium zu einer Sehne gehen, die an einer Stelle des oberen Randes des Unterkiefers in einiger Entfernung vor dem Gelenkende ansetzt. Ein besonderer Fortsatz ist an dieser Stelle nicht ausgebildet; höchstens lässt sich eine geringe Verdickung des Periostes constatiren. Ein mediales Bündel des Caput medium verhält sich anders: es löst sich von der übrigen Masse los (Taf. LXXIII, Fig. 26) und inserirt fleischig ventral und vor der genannten Sehne an der medialen Fläche und dem oberen Rande des Unterkiefers. Das Bündel entspricht der P a r s o r b i t a l i s d e s C a p u t a n t e r i u s d e s M. t e m p o r a l i s von SCHULMAN; an seinem Ursprung war es von der Masse des Caput medium nicht trennbar.

M. z y g o m a t i c o - m a n d i b u l a r i s (TOLDT; Pars zygomatico-mandibularis des M. masseterico-temporalis, SCHULMAN). Entspringt mit einem Theil seiner Fasern von dem dicken periostalen Gewebe, das das hintere Ende des Processus zygomaticus oss. maxillaris umgiebt, mit einem anderen höher oben, von der Innenfläche des Squamosums. Die erstgenannten Fasern inseriren selbständig hinter dem Ansatz der Temporalis-Sehne, an der Aussenfläche des Unterkiefers dicht unterhalb seines oberen Randes sowie an dem letzteren selbst; die vom Squamosum kommenden Fasern schliessen sich der Temporalis-Sehne an. Die beiden Portionen sind auch von SCHULMAN auseinandergehalten worden, und zwar als Pars masseterica (die vom Maxillare kommenden) und als P. temporalis (die vom Squamosum kommenden Fasern).

M. m a s s e t e r (Pars masseterica des M. masseterico-temporalis, SCHULMAN). Entspringt von der dicken Bindegewebsmasse, die das hinterste Ende des Proc. zygomaticus oss. maxillaris ventral vom Squamosum umgiebt (Taf. LXXIII, Fig. 24, 25), verläuft schräg nach abwärts und etwas medialwärts und inserirt an der Aussenfläche des Unterkiefers vor dem Angulus und oberhalb des ventralen Randes in langer Linie.

Die beiden ventralen Muskeln, M. d e p r e s s o r m a n d i b u l a e a n t e r i o r und M. m y l o h y o i d e u s, sind für unsere Zwecke von geringerer Bedeutung, und ich sehe daher von einem Eingehen auf sie ab.

Beuteljunge No. 49 und No 50.

Von den Stadien No. 49 und 50 zeigt sich No. 49 bezüglich des Schädels etwas weiter entwickelt als No. 50, das sich enger an No. 48 anschliesst. Indessen ist der Unterschied an den meisten Stellen zu gering, als dass eine gesonderte Schilderung beider Stadien nöthig wäre; ich möchte sie daher gemeinsam betrachten, um so mehr, als die Serie No. 49 in einzelnen Gegenden recht lückenhaft ist. Wo Abweichungen zu constatiren sind, habe ich dieselben besonders erwähnt; sonst gilt die nachfolgende Schilderung für beide Stadien.

Primordialcranium.

Occipitalregion. Auf der Serie Stadium 49 ist die Occipitalregion nicht erhalten, so dass ich mich auf Stadium 50 beschränken muss. Hier zeigt sie gegenüber Stadium 48 nur wenig Veränderungen. Die Condylen wölben sich stärker als früher nach hinten und aussen vor, so dass auch die Incisura intercondyloidea tiefer erscheint. Die perichondralen Knochenlamellen der Pleurooccipitalia vermag ich auf der Serie nicht festzustellen; die supraoccipitale Lamelle ist, besonders an der Ventralfläche des Tectum posterius, dicker geworden; die Knorpelhöhlen in der von ihr bedeckten Partie des Tectums sind nur wenig vergrössert. Die Chorda dorsalis ist verschwunden; das Perichondrium auf der Dorsalfläche der occipitalen Schädelbasis zeigt aber noch eine mediane Einziehung und Verdickung, entsprechend der Stelle, wo sie gelegen hatte.

Oticalregion. Ueber die Pars otica der Basalplatte ist wenig Neues zu sagen. Sie hat an Dicke zugenommen, und die Zahl der Knorpelzellen ist erheblich vermehrt. Die Zellen liegen in Gruppen zusammen, die durch etwas breitere Züge von Grundsubstanz getrennt werden. In den median gelagerten Partien erscheinen die Knorpelhöhlen vergrössert; die Partien machen den Eindruck, als ob sie sich im Beginn der Verkalkung befänden. Von der Chorda dorsalis ist noch der vorderste Abschnitt erhalten. Siehe nächstes Stadium.

Von der Ohrkapsel ist zunächst bemerkenswerth die stärkere Verdickung der Kapselwände, besonders auch der Septa semicircularia, die jetzt dicke Knorpelmassen darstellen, so dass das Hohlraumsystem gegenüber den soliden Massen der Ohrkapsel mehr zurücktritt. Ferner hat im Gebiete der medialen Wand die Verknorpelung weitere Fortschritte gemacht: die grosse Lücke, die auf Stadium 48 noch im Bereich der unteren Ohrkapselhälfte vorhanden war, ist nun durch eine Knorpelbrücke in zwei Oeffnungen, eine obere und eine untere, zerlegt. Diese Brücke, die eine ziemlich beträchtliche Breite besitzt, liegt jedoch nicht genau in der Ebene des Begrenzungsrandes der ursprünglichen Oeffnung, sondern tritt lateralwärts, gegen den Ohrkapselraum zurück, sie ist sozusagen gegen den Ohrkapselraum eingebogen. Daher liegen auch die Ebenen der beiden neu gebildeten Foramina nicht genau in der Ebene des ursprünglichen einheitlichen Foramens, sondern etwas tiefer im Ohrkapselraum, und im Grunde einer flachen Nische, deren Eingang (vom Cavum cranii aus) dem Rand der ursprünglichen einheitlichen Oeffnung entspricht. Vorn wird dieser Begrenzungsrand nach wie vor durch die präfaciale Commissur (die sich verbreitert hat) gebildet, d. h.: im Grunde jener Nische, des Meatus acusticus internus, liegt ausser den beiden Foramina acustica auch noch (vor dem oberen Acusticusloch) der Zugang zu dem Canalis facialis. Die Nische wird von dem Ganglion acusticofaciale eingenommen; durch das Foramen acusticum superius tritt der R. superior des Acusticus (für Utriculus, vordere und laterale Ampulle), durch das For. acusticum inferius der R. inferior (für die übrigen Nervenendstellen).

Als weitere Besonderheiten hebe ich noch drei Punkte hervor. Erstens erscheint die Schneckenkapsel nach vorn hin grösser geworden, ihr vorderes Ende findet sich neben dem hinteren Theil der Sella turcica. Dies ist wohl so zu verstehen, dass der Ductus cochlearis sich weiter vergrössert hat und auch etwas in die Knorpelplatte eingewachsen ist, die vorher solide war und als hinterster Theil der Ala temporalis erschien. Eine zweite Besonderheit betrifft das Verhalten des Knorpelschädels zum Squamosum. Auf Stadium 50 zeigt sich nämlich der Theil der Crista parotica, dem das Squamosum aussen anliegt, zu einem lateralwärts vorspringenden Wulst verdickt, und auf Stadium 49 erscheint dieser Wulst auf einigen Schnitten bereits durch eine schmale Bindegewebszone von dem Knorpel der Crista getrennt, es bereitet sich also seine Ablösung von dieser vor. So wenigstens glaube ich die Bilder auffassen zu müssen, und daraus

würde sich das Verhalten des Stad. 51a erklären. Da die Serie 49 nicht lückenlos ist, so wäre allerdings ein Irrtum nicht ausgeschlossen. — Endlich ist bemerkenswert eine Knorpelbildung, die an der Decke des Cavum cranii im vordersten Teil der Oticalregion aufgetreten ist. Auf Stad. 49 handelt es sich um ein ganz isolirtes längliches unpaares Knorpelplättchen, das unter dem hinteren Teil des Parietale liegt; auf Stad. 50 ist es nicht ganz isolirt, sondern steht jederseits durch eine dünne Brücke in Verbindung mit dem oberen Rande der Supracapsularplatte, so dass hier ein continuierlicher schmaler knorpliger Deckenstreifen die beiderseitigen Supracapsularplatten unter einander verbindet. Der Knorpel liegt in der Mittellinie dorsal von dem Plexus choriodeus der Zwischenhirndecke.

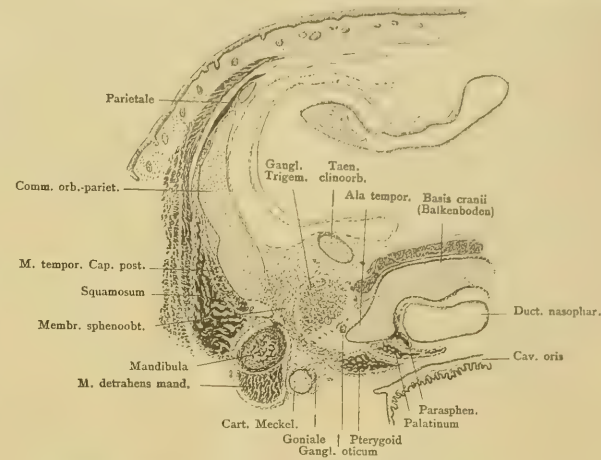


Fig. 36. Stadium 49. Objecttr. 5, Reihe 3, Schnitt 4. Vergr. 12:1. Querschnitt durch den hinteren Theil der Orbitotemporalregion, hinter dem Austritt des 3. Trigeminusastes. (Der M. pterygoideus externus, der an dem dicken Bindegewebsüberzug in der Umgebung des hinteren Mandibula-Endes inserirt, ist nicht bezeichnet.)

Orbitotemporalregion. Die erwähnenswerthen Veränderungen betreffen die Ala temporalis und die Membrana spheno-obturatoria. Der Processus anterior der Ala temporalis, der lateral von der lateralen verdickten Kante des Palatinums liegt, hat sich nach vorn hin etwas verlängert; bis zu seiner vorderen Spitze setzt sich an ihn die Membrana spheno-obturatoria an (Textfig. 37). Letztere hat sich nach vorn wie nach hinten ausgedehnt. Vorn endet ihr dorsaler Befestigungsrand an dem Lateralumfang der Nasenkapsel unterhalb der Radix anterior der Ala orbitalis; von hier zieht ihr Vorderrand zur Spitze des oben genannten Fortsatzes der Ala temporalis. Dadurch ist das Cavum epiptericum nach vorn verlängert worden um einen engen Raum, der zwischen dem hintersten Theil der Nasenkapsel und der Membrana spheno-obturatoria nach vorn zieht, ventral durch das Palatinum und medial unterhalb des Nasenkapselbodens (der Lam. transversalis posterior) durch das Parasphenoid begrenzt. Das letztere trennt ihn vom Ductus nasopharyngeus (Textfig. 37). Der Raum enthält die nach vorn gehenden Nerven des Cavum epiptericum (Opticus, Oculomotorius, Trochlearis, erster und zweiter Trigeminusast, Abducens) und dazu das Ganglion sphenopalatinum, zu dem durch das Parasphenoid hindurch

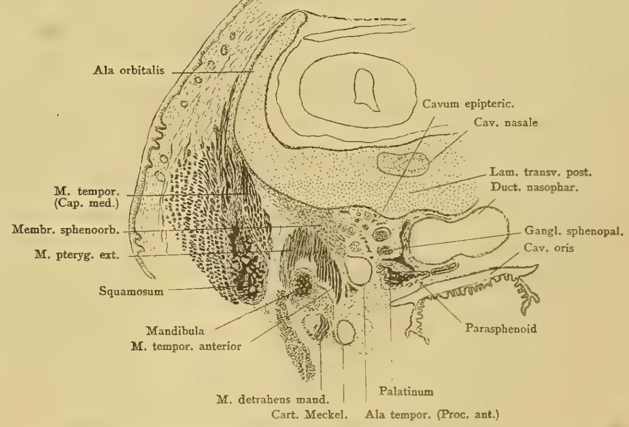


Fig. 37. Stadium 49, Objecttr. 5, Reihe 1, Schnitt 4. Vergr. 12:1. Querschnitt durch den vordersten Theil der Orbitotemporalregion und die hintere Kuppel der Nasenkapsel.

der N. parabasalis (Vidii) tritt. Die direct nach vorn gerichtete rostrale Mündung des Raumes mag als Foramen pseudo-sphenoorbitale bezeichnet werden. Auch hinten hat sich die Membrana sphenoobturatoria weiter ausgedehnt. Es beginnt nämlich jetzt auch hinter dem N. mandibularis das Gewebe am lateralen Umfang des Cavum epiptericum sich zu verdichten; in dem Gebiet zwischen der Commissura orbitoparietalis (dorsal), der vor der Ohrkapsel herabziehenden Fortsetzung der Commissura bis auf die Capsula cochlearis (hinten) und dem Seitenrand des jetzt aufgetretenen Pterygoids, der unter dem hinteren breiten Abschnitt der Ala temporalis nach aussen vorragt (Textfig. 36). Dadurch erhält das Cavum epiptericum nach hinten bis an die Ohrkapsel einen lateralen Abschluss, und die für den R. mandibularis bestimmte Austrittsöffnung, das For. pseudo-ovale, wird von oben und hinten eingeengt: zugleich wird das Ganglion oticum, das lateral vom Seitenrand des hinteren Theiles der Ala temporalis liegt, mit seiner vorderen Hälfte in das Cavum epiptericum eingeschlossen (Textfig. 36). Siehe Stadium 51 a.

Ethmoidalregion. Von dieser sind nur wenige Punkte zu erwähnen. Auf Stadium 49, das etwas weiter entwickelte Zustände darbietet, erscheint die Nasenhöhle in ihrer hinteren Partie gegen früher vergrössert, und der hintere Blindsack einer jeden endet hinten mit zwei flachen Nischen, einer medialen und einer lateralen, die auch durch eine von der Caudalwand der Kapsel vorspringende niedrige, verticale Leiste von einander getrennt werden (s. Abbildung beim nächsten Stadium). Ferner macht sich (auf beiden Serien) in dem Bindegewebe, das die Fenestra cribrosa verschliesst, zwischen den Olfactoriusästen Knorpelbildung bemerkbar, theils in Form selbständiger Herde, theils im Anschluss an das Septum und die laterale Randleiste der Fenestra (Textfig. 38). Auch diese Knorpelbildung ist auf Stadium 49 etwas lebhafter als auf Stadium 50. Es handelt sich um die erste Entstehung des Balkenwerkes der Lamina cribrosa. Besondere Beachtung verdient die Art, wie diese Knorpelbalken sich an das Septum nasi anschliessen, das zwischen beiden Fenestrae cribrosae mit freiem Rande ansteht. Dieser Anschluss erfolgt im vorderen Theil dieses Septumabschnittes nicht an den dorsalen Rand des Septums, sondern etwas unterhalb desselben, so dass von dem vorderen Abschnitt des interfenestralen Septums der obere verdickte Theil dem Schädelcavum (als Crista galli) zugetheilt wird. Ueberhaupt wird durch diese Ausbildung der Lamina cribrosa der ganze Recessus supracribrosus (s. p. 599) definitiv dem Schädelraum zugeschlagen. Der N. ethmoidalis tritt somit durch die Fissura orbitonasalis jetzt in die Schädelhöhle, und sein Ramus lateralis tritt aus dieser wieder durch das Foramen epiphaniale heraus, ohne den Raum der Nasenkapsel — in seiner nunmehrigen Ausdehnung — passirt zu haben, während der R. medialis durch eine der Lücken zwischen den Knorpelbalken der Lamina cribrosa in den Raum der Nasenkapsel eintritt.

An den übrigen Theilen der Kapsel sind nur geringe Veränderungen zu constatiren.

Das Maxilloturbinale hat sich in longitudinaler Richtung weiter ausgedehnt; sein vorderster Theil bildet auch jetzt noch einen rundlichen, der Seitenwand nur anliegenden Knorpelstab. Das knorpelige Ethmoturbinale I (Textfig. 38) hat ebenfalls an Ausdehnung gewonnen; der unter ihm befindliche Recessus infraconchalis der Nasenhöhle dringt an seiner Wurzel als flacher Blindsack gegen die Seitenwand der Nasenkapsel nach hinten vor. Endlich ist auch das knorpelige Ethmoturbinale II grösser geworden und stellt jetzt eine mit der Seitenwand und der Randleiste der Lamina cribrosa homocontinuirlich zusammenhängende Platte dar. Als neu ist ein Ethmoturbinale III aufgetreten: dasselbe findet sich hinter dem Ethmoturbinale II und ist etwas kleiner, zeigt aber sonst das gleiche Verhalten wie dieses. Von dem Nasoturbinale ist noch keine Spur vorhanden.

Die Crista marginalis des Bodens ist nicht mehr so stark ventralwärts abgeknickt, sondern liegt mehr in der Flucht des übrigen Bodens. Die Cartilago paraseptalis ist in ihrer vorderen Hälfte eine Strecke weit zur Röhre gestaltet, doch ist an der lateralen Wand derselben noch die Verwachsungs-

naht erkennbar. Der Wulst des JACOBSON'schen Organes besitzt noch keine knorpelige Stütze. Die beiden Processus palatini der Nasenkapsel haben sich innerhalb des secundären Gaumens in der Mittellinie vereinigt und bilden eine Knorpelplatte, die jederseits durch einen schmalen Stiel mit der Lamina transversalis anterior zusammenhängt und ventral von den beiden Paraseptalröhren liegt. Mit diesen ist sie durch dünne Lagen Bindegewebes verbunden.

Visceralskelet. Die Gebilde des Mandibularbogens (Amboss, Hammer und der an diesen sich anschliessende MECKEL'sche Knorpel) verhalten sich auf Stadium 50 im Wesentlichen wie auf dem vorigen Stadium, abgesehen davon, dass die Theile kräftiger geworden sind. Einige wichtige Neuerungen zeigt aber das Stadium 49. Hier wird zunächst der MECKEL'sche Knorpel dicht vor seinem proximalen verbreiterten Endstück ventral und medial von einer dünnen perichondralen Knochenlamelle umgeben, die mit dem Goniale zusammenhängt. Da der Zusammenhang nur durch eine dünne Knochenbrücke hergestellt wird, so dürfte der Schluss berechtigt sein, dass die perichondrale Ossification selbständig aufgetreten ist. Eine zweite Stelle, an der der MECKEL'sche Knorpel jetzt eine innigere Beziehung zu Knochen aufweist, besteht vorn, in dem Gebiet der langen Synchondrose zwischen beiden Knorpeln: hier ist es die Mandibula, die dem Knorpel eine Strecke weit ganz eng anliegt, offenbar in Folge Fortschreitens des Verknöcherungsprocesses auf das Perichondrium. Endlich wäre bemerkenswerth, dass sich auf Stadium 49 rostral von der langen Synchondrose und ohne Zusammenhang mit derselben noch eine zweite mediane Verbindung zwischen den beiderseitigen MECKEL'schen Knorpeln herzustellen beginnt. Man findet also auf den Schnitten vor der Synchondrose zwischen den beiderseitigen Knorpeln, resp. den dünnen Perichondriumschichten, die ihnen medial anliegen, nur lockeres Bindegewebe; alsdann aber, unmittelbar caudal von den vordersten Enden der Knorpel, eine deutliche Verdichtung dieses Gewebes. Sie ist selbständig, in der Mittellinie am bedeutendsten; lateralwärts geht sie, lockerer werdend, in die Perichondriumschichten der MECKEL'schen Knorpel über.

Das Verhalten des Stapes ist das Gleiche wie vorher.

Von dem Zungenbein ist in Serie No. 49 nur der obere Theil des Cornu hyale vorhanden; Serie 50 enthält das ganze Zungenbein, doch ist sie an den in Betracht kommenden Stellen nicht lückenlos. Soweit erkennbar, verhält sich das Zungenbein im Wesentlichen noch genau so wie auf Stadium 48a. Das Einzige, was etwa erwähnenswerth wäre, betrifft das obere Ende des Cornu hyale. Dasselbe legt sich nämlich jetzt (speciell in Stadium 49) an zwei Stellen inniger an die Ohrkapsel an: ausser an der schon vorher vorhandenen Stelle noch etwas höher oben, aber auch hinter der Fenestra vestibuli. Zu dieser oberen Anlagerungsstelle zieht somit das oberste Stück des hyalen Hornes von dem hinteren Ende der Crista parotica aus, so das Foramen stylomastoideum primitivum ventral begrenzend. Zwischen den beiden Stellen inniger Aneinanderlagerung bleiben das Cornu hyale und die Ohrkapsel durch einen schmalen Spaltraum getrennt, der medial und ventral von dem Foramen stylomastoideum primitivum und zugleich vor der Fenestra cochleae, in gleicher Höhe mit derselben, liegt. Er stellt den späteren Canalis craniotympanalis dar (s. die Schilderung des erwachsenen Schädels), ist aber zur Zeit noch mit Bindegewebe erfüllt.

Deckknochen.

Auf dem Gebiete der Deckknochen sind die Stadien 49 und 50 besonders dadurch bemerkenswerth, daß hier zum ersten Mal das Pterygoid auftritt. Das Stadium 49 zeigt auch bezüglich der Deckknochen die weiter entwickelten Zustände.

Parietale. Auf Stadium 50 verhält sich das Parietale noch im Wesentlichen wie auf Stadium 48; dagegen bezeichnet das Stadium 49 einen bedeutend weiter fortgeschrittenen Zustand. Hier ist nämlich der Knochen in seinem hinteren Abschnitt einheitlich geworden und lässt auch seine Entstehung aus zwei Hälften nicht mehr erkennen. Dieser hintere Abschnitt bildet eine breite Platte, die der Hauptsache nach in horizontaler Lage das Dach des Cavum cranii vor dem knorpeligen Tectum posterius herstellt und jederseits dem oberen Rand der knorpeligen Supracapsularplatte und der Commissura orbitoparietalis aufliegt. An den lateralen (jederseitigen) Rand der Platte schliesst sich ein ventralwärts abgebogener Abschnitt an, der die Supracapsularplatte und die Commissura orbitoparietalis von aussen deckt und weiter herabreicht als auf Stadium 48, aber vom oberen Rande des Squamosum doch weit entfernt bleibt. Die vorderen Hälften der Parietalia haben noch den paarigen Charakter beibehalten. Es schliesst sich also an die unpaare einheitliche Knochenplatte vorn ein rechter und ein linker schmälerer Streifen an, die ganz lateral am Schädelhöhlendach liegen und eine weite Dachfontanelle zwischen sich lassen. Ein jeder derselben liegt dem oberen Rande der Commissura orbitoparietalis und der Ala orbitalis auf, ragt in geringer Ausdehnung medial von demselben hervor, deckt dagegen in grösserer Breite die Aussenfläche der genannten Knorpelwände. Der vorderste Theil des Parietale zieht sich vom Schädeldach sogar ganz zurück und liegt nur lateral, aussen von der Ala orbitalis, ja selbst noch aussen von der Commissura spheno-ethmoidalis, reicht also sehr weit nach vorn. Doch wird sein vorderstes Ende vom Knorpel selbst abgedrängt durch das Frontale, auf dessen Aussenfläche es sich heraufschiebt. Das Parietale ist auch jetzt noch überall eine einfache, ziemlich dünne Knochenplatte. Unter seinem hinteren einheitlichen Abschnitt findet sich der Deckenknorpel, der schon oben bei der Oticalregion geschildert wurde.

Frontale. Von dem Frontale hat sich wesentlich der horizontal an der Schädeldecke gelegene Abschnitt in medialer Richtung weiter entwickelt. Sein vorderer Abschnitt dehnt sich auf dem Dach der Nasenkapsel bereits so weit medialwärts aus, dass er in der Mittellinie mit dem Knochen der anderen Seite durch eine schmale Naht vereinigt wird. Dagegen bleiben die hinteren Abschnitte der beiderseitigen Knochen an der Decke des Cavum cranii noch weit von einander getrennt, wenn sie auch gegen früher hier ebenfalls breiter geworden sind. Man kann jetzt den am Nasenkapsel- und Schädelhöhlendach gelegenen Theil des Frontale als Squama unterscheiden und ihm den an der medialen Wand der Orbita absteigenden Theil als Pars orbitalis gegenüberstellen. Letztere zeigt sich noch ziemlich auf dem gleichen Zustand wie auf Stadium 48; sie deckt das Foramen epiphaniale sowie den vordersten Theil der Fissura orbitonasalis von aussen zu und reicht in ihrem vorderen Abschnitt so weit ventralwärts, dass ihre untere Randpartie von dem Processus frontalis des Maxillare aussen überlagert wird. — Der vordere Rand des Frontale schiebt sich unter das Nasale; das hintere Ende wird in seinen lateralen Partien von dem Parietale überlagert.

Squamosum. Das Squamosum hat sich in seiner hinteren Hälfte weiter ausgedehnt. Es reicht an der Ohrkapsel weiter caudalwärts und namentlich weiter dorsalwärts in die Höhe (bis zu der auf Stadium 48 beschriebenen kleinen Leiste der Supracapsularplatte), so dass es jetzt auch die oberhalb der Prominentia semicircularis lateralis gelegene Mulde der seitlichen Kapselwand (Taf. LXX, Fig. 8) überbrückt und so zu einem Kanal (hinterer Theil des Canalis temporalis) abschliesst, in dem ausser Gefässen auch die hintersten Ursprungsfasern des M. temporalis liegen (Abbildung s. bei Stadium 51 a). Auch in dem vor der Ohrkapsel gelegenen Gebiet hat der Knochen an Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung zugenommen; sein dorsaler Rand tritt von der Seitenfläche der Ohrkapsel auf die der Commissura orbitoparietalis und erstreckt sich hier nach vorn bis fast auf die Ala orbitalis. Der M. temporalis bedingt zwischen dem Squamosum und der Commissura orbitoparietalis den vorderen Theil der Temporalkanales. (Eine Besonderheit, die die Crista parotica unter dem Squamosum zeigt, wurde bei der Oticalregion erwähnt.)

Nasale. Hat sich namentlich auf dem Dach der Nasenkapsel weiter medialwärts ausgedehnt und ist dadurch seinem Partner so nahe gekommen, dass man schon von einer, wenn auch noch breiten, Sutura internasalis sprechen kann. Auch die Randpartien, die sich mit anderen Knochen decken, sind ausgedehnter als früher. (Das vordere Ende und der vordere Theil des unteren Randes werden vom Septomaxillare, der hintere Theil des unteren Randes vom Maxillare bedeckt, während sich das hintere Ende auf das Frontale heraufschiebt.) Die Partien des Knochens, die sich nicht in Deckung mit anderen befinden, sind stark verdickt.

Septomaxillare. Zeigt keine wesentlichen Veränderungen, abgesehen davon, dass es kräftiger geworden ist und an Breite gewonnen hat. Dies gilt sowohl von dem hinteren Abschnitt, der sich jetzt von der Seitenwand der Nasenkapsel auf das Dach derselben ausdehnt und hier bis nahe an die Mittellinie reicht, als auch von dem vorderen, der flach der Crista marginalis aufliegt.

In Folge der Ausdehnung des Septomaxillare auf das Nasenkapseldach wird jetzt auch der mediale Ast des N. lateralis nasi, nachdem er unter dem Nasale hervorgetreten ist, auf seinem vorwärts gerichteten Verlauf eine Strecke weit noch von dem Septomaxillare bedeckt.

Parasphenoid. Das Parasphenoid zeigt gegen früher ausgedehntere Beziehungen zu den basalen Theilen des Knorpelschädels. Sein hinterster Abschnitt liegt dem medialen Umfang der Pars cochlearis caps. audit. an, sein vorderer berührt mit seinem Dorsalrand eine längere Strecke weit die Unterfläche des Nasenkapselbodens (der Lam. transversalis posterior). Dafür dürfte übrigens nicht nur das Längenwachsthum des Knochens selbst verantwortlich zu machen sein, sondern auch die Vergrösserung der Schneckenhöhle in rostraler und die der Nasenhöhle in caudaler Richtung (siehe Otical- und Ethmoidalregion). Der Ventralrand des Knochens stützt sich ganz hinten auf das neugebildete Pterygoid, in der grössten Länge des Knochens aber nach wie vor auf das Palatinum, und ist zur Verbindung mit dem letzteren zu einer Art Fussplatte verbreitert (Textfig. 37). Das Gebiet, in dem der Knochen dem absteigenden Theil der Ala temporalis ganz eng, ohne trennendes Bindegewebe anliegt, hat sich gegen früher vergrössert, doch ist der Knorpel der Ala noch durchaus intact (Textfig. 36).

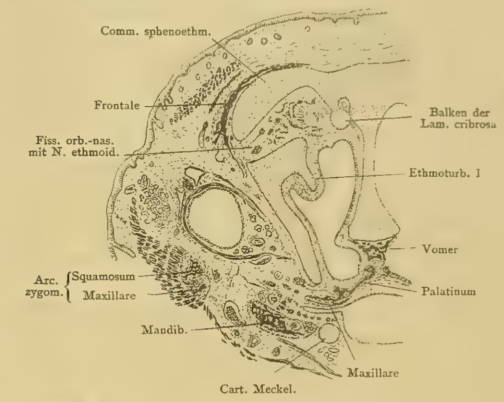


Fig. 38. Stadium 49, Objecttr. 3. Reihe 4, Schnitt 3. Vergr. 12:1. Querschnitt durch die Ethmoidalregion, entsprechend der Fissura orbitonasalis.

Vomer. Der Vomer des Stadiums 50 gleicht noch sehr dem von Stadium 48, dagegen erscheint der des Stadiums 49 verlängert und ausserdem in seiner Form verändert. Letzteres ist die Folge eines starken Dickenwachsthums (in dorso-ventraler Richtung), das jedoch nicht an allen Abschnitten des Knochens gleichmässig gewesen ist. Vorn endet der Vomer, jetzt in zwei Spitzen auslaufend, hinter den hinteren Enden beider Cartilagines paraseptales, zwischen den beiden Jacobson'schen Drüsen; das hintere Ende findet sich am Dach des einheitlichen Ductus nasopharyngeus, nicht mehr am freien ventralen Septumrand, sondern unter dem Theil desselben, der seitlich in die Laminae transversales posteriores übergeht. Die beiden früher so langen hinteren Zacken sind nun ganz kurz geworden. Der vorderste und der hinterste Abschnitt des Knochens stellen nach wie vor dünne horizontale Platten dar; der Hauptheil des Knochens ist aber gegen früher verdickt, und zwar durch Anbildung neuer Knochensubstanz an der Ventralfläche des ursprünglichen

platten Streifens. Die Verdickung betrifft in der vorderen Hälfte des Knochens fast die ganze Breite desselben, in der hinteren dagegen nur die medianen Partien: hier hat sich also im Anschluss an die ursprüngliche horizontale Platte ein medianer dicker Knochenkamm gebildet, der zwischen den hinteren Theilen beider Nasenhöhlen und den beiden Ductus nasopharyngei ein niedriges knöchernes Septum bildet (Textfig. 38). Unter und mit seinem ventralen Rande vereinen sich jetzt die Partes horizontales der beiderseitigen Palatina, während unter und mit dem vorderen platten Theil des Vomer die Processus palatini der beiderseitigen Maxillaria zur Vereinigung kommen (s. Abbildungen bei Stadium 51 a).

Praemaxillare. Zeigt im Wesentlichen noch das gleiche Verhalten wie auf Stadium 48; es sind also noch die beiden paarigen Partes subnasales und die unpaare Pars praenasalis zu unterscheiden. Der subnasale Theil jeder Seite dehnt sich etwas weiter lateralwärts aus als vorher und liegt zum grossen Theil ventral von der Crista marginalis, die nicht mehr so stark gegen den Nasenkapselboden abgeknickt ist wie früher. Die laterale Randpartie der Crista bleibt noch unbedeckt vom Praemaxillare. Bemerkenswerth ist noch, dass von der Stelle aus, wo der vorderste, geradlinig verlaufende Theil des medialen Randes in den grösseren hinteren concaven Theil übergeht, ein kurzer durch mehrere Schnitte zu verfolgender Fortsatz nach hinten vorspringt, als Andeutung eines Processus palatinus medialis.

Die Caruncula befindet sich jetzt auf der Höhe ihrer Entfaltung; sie ist als kleiner spitzer Hügel schärfer von der Umgebung abgesetzt als früher und trägt einen dicken Hornüberzug. Das obere Ende des Pränasalfortsatzes des Zwischenkiefers endet in einiger Entfernung unterhalb von ihr.

Maxillare. Das Maxillare zeigt sich gegen früher in allen Richtungen vergrössert. Vorn hat es sich bis an den lateralen Rand des hinteren Theiles der Crista marginalis des Nasenkapselbodens vorgeschoben, dorsalwärts bis auf die Aussenfläche des Septomaxillare und des Nasale, sowie auf die vordere Ecke des Frontale. Der Processus palatinus ist stark verdickt und beträchtlich medialwärts vorgewachsen, so dass er jetzt mit dem des Knochens der anderen Seite durch eine schmale mediane Bindegewebslage (Sutura intermaxillaris) vereinigt wird. Diese Vereinigung erfolgt in der Hauptsache ventral von dem Vomer, von dem die beiderseitigen Processus palatini auch nur durch eine dünne Bindegewebslage getrennt werden. Nur mit dem vorderen Ende des Vomer stehen die Gaumenfortsätze der Oberkiefer in keiner Verbindung, da hier, wie bekannt, auch beim erwachsenen Thier noch eine Communication beider Nasenhöhlen unter einander zwischen dem Ventralrand des Septums und dem secundären Gaumen bestehen bleibt. Vorn reicht die mediane Vereinigung beider Processus palatini etwa bis unter die hinteren Enden der Paraseptalknorpel, und von hier aus divergiren dann ihre medialen Ränder nach vorn hin, so dass die Paraseptalknorpel fast in ganzer Länge und auch die Gaumenknorpelplatte ventralwärts unbedeckt von den Oberkiefern bleiben. Vom vorderen Ende des Processus palatinus aus schiebt sich ein kurzer Fortsatz in die Lücke zwischen der Gaumenknorpelplatte und der Seitenwand der Nasenkapsel vor.

Palatinum. Vom Palatinum ist besonders hervorzuheben die stärkere Ausdehnung der Pars horizontalis in medialer Richtung, die einen Zusammenschluss der beiderseitigen Platten in einer Sutura palatina mediana zur Folge hat. Nur in ihren hintersten Abschnitten, unterhalb des einheitlichen Ductus nasopharyngeus, bleiben die beiden Platten durch einen grösseren Zwischenraum von einander getrennt. Die vorderen Theile der horizontalen Gaumenplatten liegen unter den hinteren Abschnitten der beiderseitigen Nasenhöhlen, und hier, wie unter den anschliessenden paarigen Ductus nasopharyngei besteht jetzt auch eine Vereinigung der Palatina mit dem Vomer, der, wie geschildert wurde, in der Mittellinie sich zu einer niedrigen medianen Leiste, einem niedrigen Septum zwischen den hintersten Abschnitten der unteren Nasengänge und zwischen den paarigen Abschnitten der Ductus nasopharyngei verdickt hat (Textfig. 38). Die Palatina, die hier, namentlich in ihren medialen Randpartien, stark verdickt sind, verbinden sich mit

dem Ventralrand jenes niedrigen vom Vomer gebildeten Knochenseptums und ergänzen dieses sogar, indem sie sich etwas aufwärts krümmen.

Ueber die anderen Theile des Palatinums ist nichts besonderes Neues zu berichten.

Pterygoid. Das jetzt zum ersten Male aufgetretene Pterygoid liegt ventral von der Ala temporalis. Auf Stadium 50 stellt es noch eine dünne Knochenplatte dar, in transversaler Richtung ausgedehnter als in longitudinaler und im Ganzen etwa dreiseitig gestaltet, mit einer hinteren queren, einer lateralen longitudinalen und einer medial-vorderen, schräg von lateral-vorn nach medial-hinten verlaufenden Seite. Der Knochen wird von der Unterfläche der Ala temporalis durch eine mässig dicke Bindegewebsschicht getrennt. Im Wesentlichen liegt er hinter dem Palatinum, nur sein medial-vorderer Rand schiebt sich ein wenig auf die Ventralfläche desselben vor. Seine eigene Ventralfläche blickt mit ihrer hinteren medialen Hälfte gegen das Dach der Mundhöhle, die mediale Kante des hintersten, breitesten Theiles ist gegen die laterale Wand des Ductus nasopharyngeus gerichtet, ohne dieselbe zu erreichen.

Etwas weiter entwickelt, sowohl in der Fläche wie in der Dicke, ist der Knochen auf Stadium 49. Die Form ist mehr vierseitig geworden; statt des früher einheitlichen medial-vorderen Randes kann man jetzt einen medialen, von hinten nach vorn und einen vorderen schräg von hinten-innen nach vorn-aussen verlaufenden unterscheiden. Dass der Knochen in caudaler Richtung zugenommen hat, äussert sich darin, dass der hintere Abschnitt seines lateralen Randes jetzt medial von dem Tympanicum und dem Goniale, ganz nahe von beiden liegt. (Die Beziehung zum Goniale ist auf Textfig. 36 erkennbar.) Auch an Breite hat das Pterygoid zugenommen: die mediale zugeschärfte Kante seines hintersten Abschnittes springt jetzt ein wenig in den secundären Gaumen vor (Textfig. 36), während der laterale verdickte Rand ventral von dem Seitenrand der Ala temporalis lateralwärts vorragt und so directen Antheil an der Bildung des Bodens des Cavum epiptericum gewinnt (Textfig. 36). Dass an diesem Rande die Membrana spheno-obturatoria ansetzt, wurde bereits erwähnt (p. 617). Innigere Beziehungen hat das Pterygoid endlich zu dem Parasphenoid und dem Palatinum gewonnen, theils in Folge seiner eigenen Vergrösserung, theils in Folge des Wachsthums dieser beiden Knochen. Namentlich hat sich das Parasphenoid nach hinten hin an der Schädelbasis vorgeschoben und stützt sich jetzt mit dem hintersten Ende seiner ventralen Kante auf den medialen Rand des hintersten Pterygoidabschnittes, diesen von der Schädelbasis (dem hintersten Theil der Ala temporalis) abdrängend. Weiter vorn schiebt sich dann das Palatinum zwischen beide Knochen ein und lagert sich mit seinem hinteren Ende breit auf die mediale Hälfte der Dorsalfläche des Pterygoids.

Tympanicum. Befindet sich noch ziemlich genau auf dem gleichen Zustand, wie in Stadium 48; doch ist der medial-ventrale Schenkel etwas weiter an dem ventral-lateralen Umfang des tubotympanalen Raumes nach hinten vorgewachsen. Auf Stadium 49 beginnt sich ferner die Beziehung des Tympanicums zum Pterygoid auszubilden: das letztere ist hier so weit nach hinten vorgewachsen, dass das hinterste Ende seines verdickten lateralen Randes medial von dem vorderen Ende des ventralen Tympanicumschenkels liegt.

Goniale. Das Goniale von Stadium 50 verhält sich wie das von Stadium 48; dagegen zeigt das von Stadium 49 eine Veränderung. Der Knochen liegt zwar der Hauptsache nach noch medial vom Meckel'schen Knorpel und wird von diesem durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt (Textfig. 36), sein hinteres Ende aber geht in eine dünne Knochenlamelle über, die dem Meckel'schen Knorpel unmittelbar, ohne Trennungsschicht, anliegt und ihn auch an seinem Ventralumfang umgreift. Der Zusammenhang zwischen dem Deckknochenantheil und der perichondralen Knochenlamelle wird nur durch eine dünne Knochenbrücke hergestellt, wodurch der Schluss berechtigt erscheint, dass die perichondrale Ossification selbständig entstanden und nur sehr frühzeitig mit dem Deckknochen verschmolzen ist, nicht

aber ein gleichmässiges Fortschreiten der Knochenbildung von dem Deckknochen auf das Perichondrium stattgefunden hat.

Mandibula. Von der Mandibula ist zunächst zu erwähnen, dass dieselbe auf Stadium 49 ihre Lage zum MECKEL'schen Knorpel etwas verändert hat: lag sie früher mit der hinteren Hälfte ihres Körperabschnittes wesentlich dorsal von dem Knorpel, so findet sich jetzt der Körper in ganzer Länge lateral von dem Knorpel. Zugleich aber hat sie eine Drehung der Art durchgemacht, dass die früher dorsale Kante jetzt lateralwärts, die früher ventrale Kante demnach jetzt medialwärts (gegen den MECKEL'schen Knorpel) blickt (Textfig. 38). Der Knochen hat also jetzt schon die Lage angenommen, die für das erwachsene Thier als charakteristisch durch CH. WESTLING (1889) hervorgehoben worden ist. Ueber den Grund der Umlagerung bin ich mir nicht ganz klar geworden; wahrscheinlich liegt er in einem starken Breitenwachsthum des Oberschädels, wodurch das Squamosum, d. h. die Anlagerungsstätte des Unterkiefers, lateralwärts verschoben wird. Um das ganz genau zu unterscheiden, müsste man das Wachsthum der verschiedenen Theile des Kopfes an der Hand von Modellen im Einzelnen verfolgen. Abgesehen hiervon ist der ganze Knochen kräftiger geworden, und der Kanal, den er umschliesst, wird nach hinten wie nach vorn in grösserer Ausdehnung von knöchernen Wandungen umgeben. Demnach sind jetzt ausser dem Foramen mandibulare posterius (Eintrittsstelle des N. alveolaris inferior) und dem For. mandibulare medium (Austrittsstelle eines lateralen Astes des Nerven) noch zwei vordere Foramina in kurzer Entfernung hinter der vorderen Spitze des Knochens zu unterscheiden, ein For. mandibulare anterius superius und ein For. mandibulare anterius inferius. Durch sie treten die beiden Endäste des N. alveolaris inferior heraus. Während also noch auf Stadium 48 der Kanal in der Höhe des Hinterrandes der Synchondrose zwischen beiden MECKEL'schen Knorpeln sein vorderes Ende erreichte, setzt er sich jetzt bis fast an die vordere Spitze des Knochens fort und umschliesst bis hierher den Alveolarnerven. Das vorderste Ende des Knochens zeigt bereits die quere Verbreiterung, die für den erwachsenen Zustand charakteristisch ist.

In dem Verhältniss des Knochens zum MECKEL'schen Knorpel hat sich noch eine weitere Veränderung vollzogen. Vorn, entsprechend dem Abschnitt des MECKEL'schen Knorpels, in dem dieser mit seinem Partner durch die lange Synchondrose verbunden ist, liegt die Mandibula dem lateralen Umfang des Knorpels ganz besonders eng an, so innig, dass streckenweise eine trennende Perichondriumschicht nicht zu constatiren ist, der Knochen sich also zu dem Knorpel verhält, wie eine perichondrale Knochenlamelle, die die Bildung eines Ersatzknochens einleitet. Es hat demnach, mit anderen Worten, die Knochenbildung von der Mandibula aus auf das Perichondrium des MECKEL'schen Knorpels übergegriffen. — Wie schon beim MECKEL'schen Knorpel erwähnt wurde, zeigt jetzt das Bindegewebe zwischen den vordersten Enden der beiderseitigen Knorpel eine besondere Verdichtung; die verdichtete mediane Partie schliesst aber nicht an die Synchondrose an, sondern liegt vor derselben, von ihr durch einen kurzen Zwischenraum getrennt.

Das proximale Ende des Unterkiefers zeigt auf Stadium 50 noch im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie auf Stadium 48, während Stadium 49 auch hier eine Weiterbildung erkennen lässt. Die dicke periostale Bildungsmasse, die das genannte Ende des Knochens umgiebt, hat ihre Form etwas verändert, in der Art, dass ihr Querschnitt jetzt nicht mehr rund, sondern quer-oval ist, und ausserdem hat sich der Knochen in ihrem Inneren weiter ausgedehnt. In Folge dessen ist ihre innere zellreiche Schicht jetzt an Ausdehnung reducirt. Dagegen hat die äussere fibröse Schicht, in die der M. pterygoideus externus ausstrahlt, etwas an Dicke zugenommen. Der Spaltraum zwischen der Bindegewebsschicht an der Unterfläche des Squamosums einerseits und der Oberfläche der Periostkappe der Mandibula und dem

M. pterygoideus externus andererseits (die Kiefergelenkhöhle) ist jetzt frei von zelligen Elementen; die ihn begrenzenden Lagen von Bindegewebszellen haben sich zu mehreren dünnen Schichten mit abgeplatteten Kernen angeordnet, deren innerste epithelartig den Hohlraum auskleiden (Textfig. 36).

Beuteljunges No. 51a.

Primordialcranium.

Occipitalregion. Ist in der Serie nicht erhalten.

Oticalregion. Die Pars otica der Basalplatte ist wie auf Stadium 49 durch das Aussehen des Knorpels ausgezeichnet: die Knochenhöhlen liegen gruppenweise zusammen, die Einzelhöhlen enthalten vielfach mehrere Zellen, die Kerne sind sehr dunkel gefärbt, und der Knorpel macht so den Eindruck, als ob er demnächst zu Grunde gehen sollte. Perichondrale Knochenauflagerungen sind aber noch nicht vorhanden. Von der Chorda dorsalis ist auffallender Weise noch das kurze vorderste Endstück nachweisbar: dasselbe, durch sehr dicke Scheide ausgezeichnet, erhebt sich von der Oberfläche der Basalplatte vorn, auf der Grenze gegen den Balkenboden, steigt gegen den Ventralumfang der Hypophyse auf und endet an diesem.

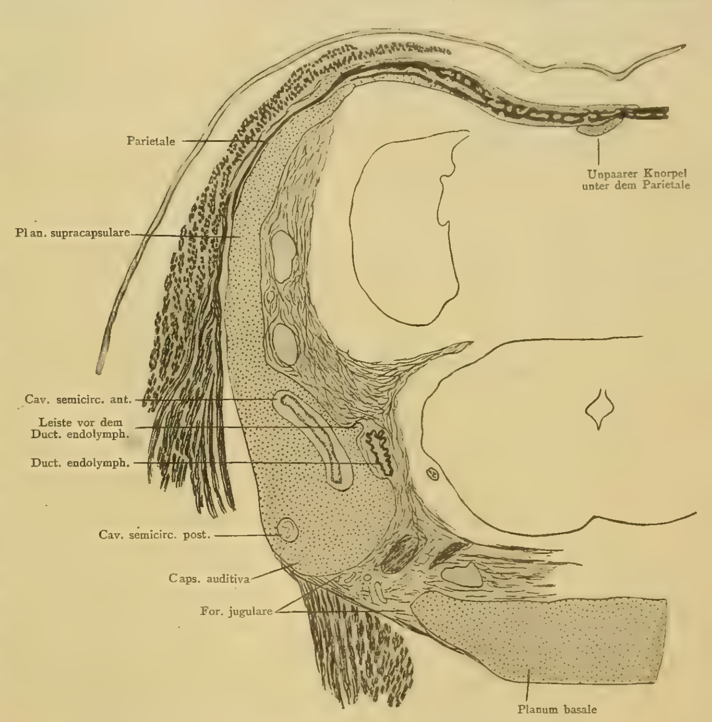


Fig. 39. Stadium 51a, Objecttr. 28, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 13:1. Die Schnittrichtung der Serie 51a ist so, dass die hinteren Schädelpartien nicht genau quer, sondern in einer Richtung getroffen werden, die etwa die Mitte zwischen der queren und der horizontalen hält. Der abgebildete Schnitt trifft daher den dorsal-caudalen Umfang der Ohrkapsel nebst dem Foramen jugulare und zugleich den viel weiter vorn gelegenen unpaaren Deckenknorpel unter dem Parietale.

Die Ohrkapsel hat an Dicke der Knorpelwände gewonnen, ihre Pars cochlearis ist wohl auch umfänglicher (nicht nur absolut, sondern auch relativ) geworden. Am Ventralumfang des hintersten Theiles der Cochlearkapsel macht sich (Textfig. 41) ein dicker Querwulst bemerkbar, hergestellt durch eine Gewebsmasse, die seitlich in das Perichondrium der Ohrkapsel übergeht, somit als Verdickung derselben erscheint, aber den Charakter eines sehr zellreichen, von Fasern durchsetzten Knorpels zeigt. An diesem Wulst setzt die Sehne eines von hinten kommenden, in der Serie nicht weiter zu verfolgenden kräftigen Muskels an. — An der medialen Ohrkapselwand hat sich die Umgebung des Foramen endolymphaticum zu einer niedrigen Leiste erhoben, so dass jetzt das eigentliche Foramen in die Tiefe eines kurzen, röhrenförmigen

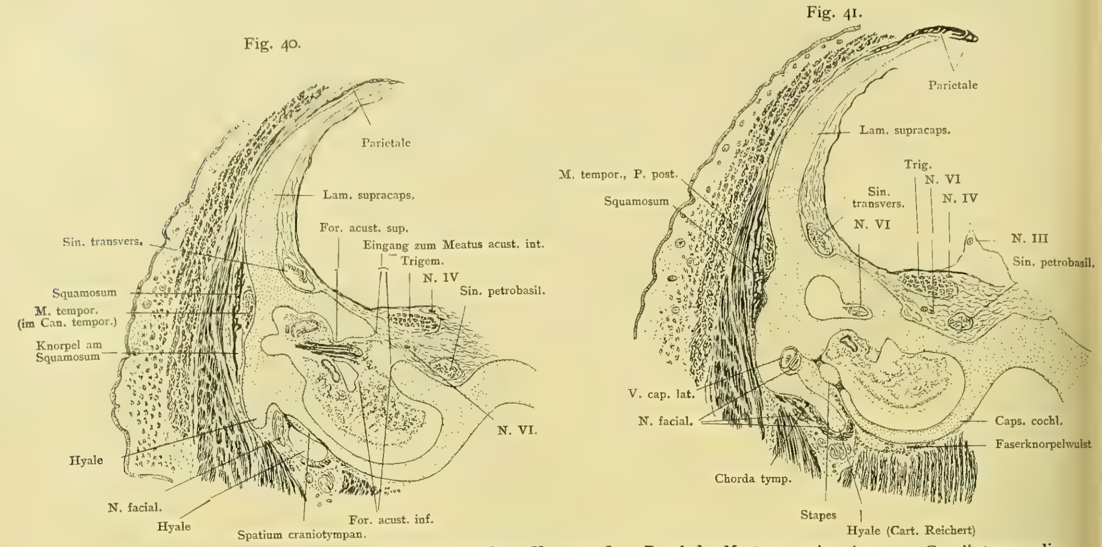
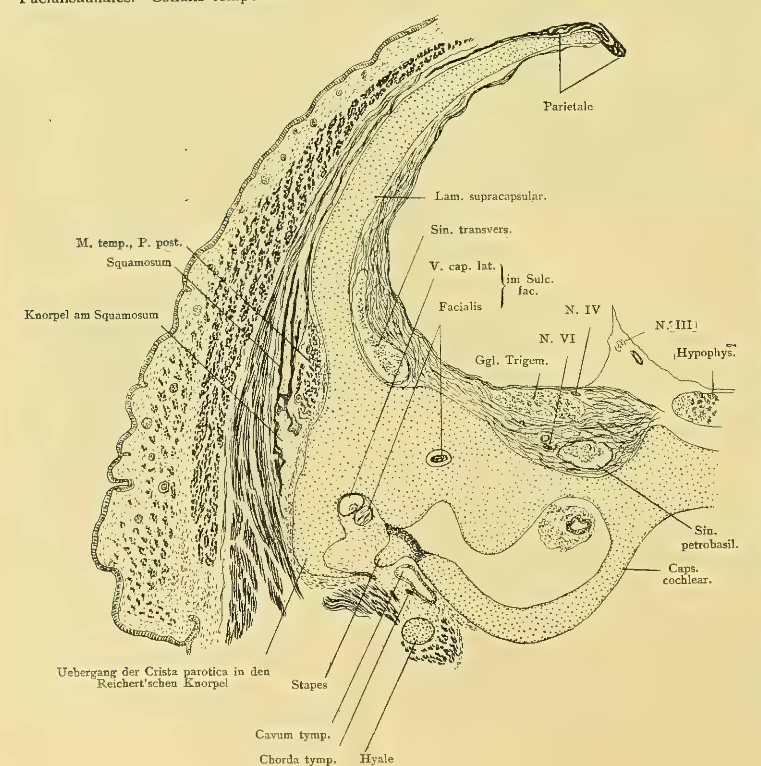


Fig. 40. Stadium 51 a, Objecttr. 21, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. ca. 8 : 1. Durch den Meatus acusticus internus. Canalis temporalis.
Fig. 41. Stadium 51 a, Objecttr. 20, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. ca. 8 : 1. Durch die Fenestra vestibuli und den Anfang des Facialiskanales. Canalis temporalis.



Canalis endolymphaticus versenkt ist (Textfig. 39). Auch im Gebiet des Meatus acusticus internus haben sich Weiterbildungen vollzogen (Textfig. 40). Der Meatus ist etwas tiefer eingesenkt, die Knorpelplatte, die seinen Grund bildet, hat sich in dorso-ventraler Richtung verbreitert, und zwar hauptsächlich am ventralen Rande. Dies geht daraus hervor, dass ihre ventrale Randpartie jetzt noch einen besonderen Nervenast des R. inferior des Acusticus umschliesst, soweit ich erkennen konnte, den für den Sacculus

Fig. 42. Stadium 51 a, Objecttr. 19, Reihe 2, Schnitt 1. Vergr. 13 : 1. Durch den hinteren Theil der Fossa hypophyseos und den vorderen Theil der Pars inferior der Ohrkapsel. Canalis temporalis.

bestimmten Zweig. Auf der linken Seite der Serie tritt dieser sogar mit zwei selbständigen Bündeln durch den Knorpel. Im Grunde des Meatus acusticus internus finden sich somit jetzt: vorn-oben der Eingang zum Canalis facialis, dahinter ein grosses Foramen acusticum superius für den R. superior des Acusticus; unter diesem zunächst eine breite Knorpelwand, die nur nahe ihrem ventralen Rande von einem kleinen Foramen acusticum medium (linkerseits sogar von zweien) durchsetzt wird, und unter dem Knorpel das grosse Foramen acusticum inferius für den Haupttheil des R. inferior N. acustici.

Die starke Verdickung des Knorpelwände der Ohrkapsel zeigt sich auch am vorderen Umfang der letzteren, darin, dass der Canalis facialis jetzt einen längeren, nach vorn-aussen gerichteten Verlauf durch dicke Knorpelmassen hindurch besitzt (Textfigg. 41—43). Der Ausgang dieses Kanals (Apertura tympanica can. fac.) liegt unter dem vorderen Ende der Crista parotica, und hier biegt der Nerv caudalwärts in den unter der Crista gelegenen Sulcus facialis um. Dieser selbst erhält in seinem vorderen Abschnitt einen ventralen Abschluss durch eine Bindegewebsplatte, die sich von der medialwärts gekehrten freien Kante der Crista medialwärts herüberspannt zu einer leistenförmigen Protuberanz der lateralen Schneckenkapselwand. (Auf Textfig. 43 ist nur das hinterste flache Ende dieser Protuberanz getroffen, auf den davor gelegenen Schnitten ist sie wesentlich höher, und die Verschlussmembran des Sulcus facialis kräftiger.) Da die Leiste vorn unter den Facialis vorspringt, mag sie Crista infrafacialis heissen. — Von der Supracapsularplatte ist nichts Besonderes zu erwähnen; das Tectum posterius ist in der Serie nicht vorhanden, da der Kopf zu kurz abgeschnitten ist. Im vorderen Gebiet der Oticalregion ist auch jetzt noch an der Decke unter dem Parietale das längliche unpaare isolirte Knorpelplättchen vorhanden, das schon auf Stadium 49 geschildert wurde.

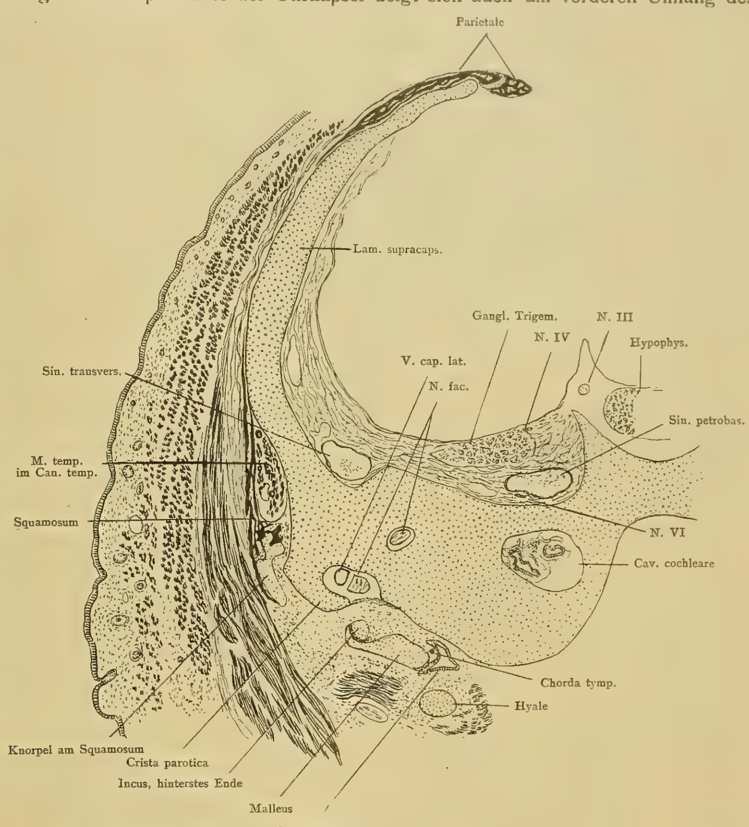


Fig. 43. Stadium 51 a, Objecttr. 18, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. 13 : 1. Durch die Fossa hypophyseos, den vordersten Theil der Pars cochlearis der Ohrkapsel, den Canalis facialis und Can. temporalis.

Orbitotemporalregion. Die primordialen Skelettheile (Balkenboden, Ala temporalis, Taenia clino-orbitalis und Ala orbitalis mit ihren Verbindungen) zeigen im Wesentlichen das Verhalten des Modelles Stadium 48a (Taf. LXIX, Fig. 6, 7). Das einzige Erwähnenswerthe ist, dass der Proc. pterygoideus der Ala temporalis, dem das Parasphenoid unmittelbar ohne besonderes Bindegewebe anliegt, unter dem Knochen den Beginn des Knorpelzerfalles zeigt. Der Proc. anterior der Ala wird an seinem medialen Umfang von einer flachen Rinne am Seitenrand des Palatinums umfasst (Textfig. 45); sogar das Parasphenoid dehnt sich bis zu ihm aus (Taf. LXXV, Fig. 38). Die Membrana spheno-obturatoria zeigt das Verhalten des Stadiums 49; dasselbe gilt demzufolge von dem Cavum epiptericum, das sich nach hinten bis an die Ohrkapsel, nach vorn bis an die Seite des hinteren Theiles der Nasenkapsel, hier kanalartig verjüngt, ausdehnt (Textfig. 44, 45).

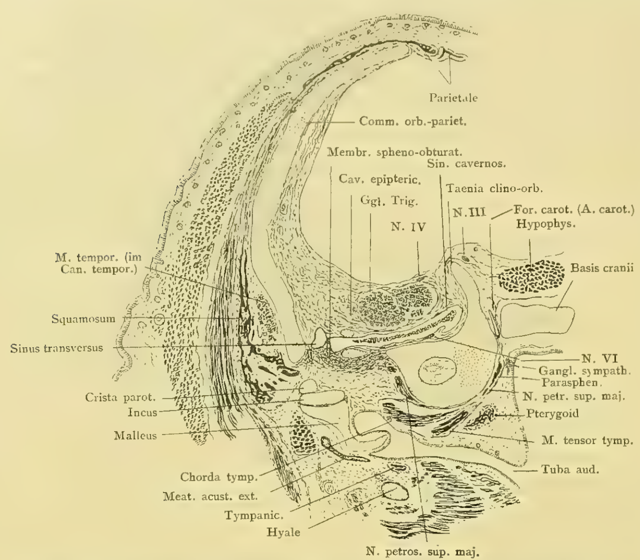


Fig. 44. Stadium 51a, Objecttr. 17, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. ca. 8:1. Durch die Foramina carotica, Abgangsstelle der Taenia clino-orbitalis, Commissura orbito-parietalis, hinterster Theil der Fenestra sphenoparietalis.

Taf. LXXV, Fig. 37 zeigt das Verhalten des Cavum epiptericum im Gebiet der Einmündung der Fissura pseudooptica. Opticus und Oculomotorius sind auf ihrem Durchtritt durch die Fissur getroffen; das Trigeminusganglion ist noch einheitlich, der Trochlearis liegt über, der Abducens unter dem Ganglion. Ventral vom Abducens ist noch der vordere Zipfel des Ganglion oticum getroffen. Fig. 38 der Taf. LXXV zeigt dann auf einem mehr rostral gelegenen Schnitt statt des einheitlichen Trigeminusganglions den N. ophthalmicus und den N. maxillaris, von denen der erstere noch spärliche, der letztere noch sehr viele Ganglienzellen enthält. Ueber dem Ophthalmicus liegt der Trochlearis, medial-dorsal vom Maxillaris der Abducens, der weiterhin lateralwärts über den Maxillaris hinwegtritt. Opticus und Oculomotorius liegen noch eng neben einander. Die Figur trifft das Foramen parabasale (des Parasphenoids), durch das der N. parabasalis hindurchtritt; das Ganglion sphenopalatinum, in das er eindringt, liegt etwas weiter vorn, aber auch noch im Cavum epiptericum (Textfig. 45).

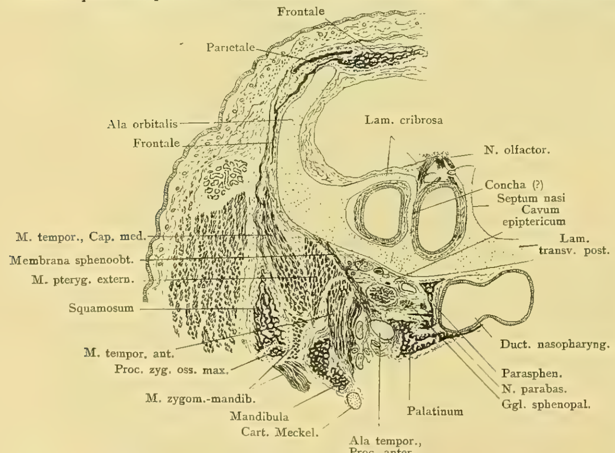


Fig. 45. Stadium 51a, Objecttr. 12, Reihe 1, Schnitt 2. Vergr. ca. 8:1. Durch den hintersten Theil der Nasenkapsel und der Lamina cribrosa, sowie den vordersten Theil des Cavum epiptericum.

An dieser Stelle seien noch einige weitere Bemerkungen über den N. parabasalis und das Ganglion oticum angefügt. Der N. parabasalis (Vidianus) wird im Wesentlichen gebildet aus dem

vorderen Hauptaste des N. facialis. Derselbe zweigt sich vom Facialisstamm an der Stelle ab, wo dieser, nachdem er aus dem primären Canalis facialis herausgetreten ist, in scharfem Winkel nach hinten umbiegt, um als hinterer Hauptast (R. hyomandibularis) im Sulcus facialis weiter zu verlaufen. An der Umbiegungsstelle (dem Knie) finden sich Ganglienzellen eingelagert. Von diesem Ganglion geniculi aus geht der vordere Hauptast vor dem vorderen Ende der Crista infrafacialis (s. S. 627) vor- und vor allen Dingen medialwärts, bald in zwei über einander liegende Zweige gespalten, von denen der ventrale der stärkere ist. Beide streben dem lateralen Umfang der Schneckenkapsel zu und treten hier zu einem grossen Ganglion, das offenbar als G. oticum zu bezeichnen ist. In welcher Weise beide mit diesem in Beziehung treten, vermag ich nicht genau zu sagen; jedenfalls zieht aber die Hauptfortsetzung des stärkeren ventralen Nerven von dem Ganglion weiter ventralwärts, am lateralen Umfang der Schneckenkaspel herab (Textfig. 44), umgreift diese an ihrer Unterseite (dorsal von dem M. tensor tympani) und gelangt, etwas in caudaler Richtung ausgreifend, am Hinterrande des Parasphenoids vorbei zwischen diesen Knochen und die Schleimhaut des Ductus nasopharyngeus. Hier tritt der Nerv in Verbindung mit einem Ganglion (Textfig. 44), das unterhalb des Foramen caroticum in der Nachbarschaft der A. carotis liegt und wohl als sympathisch zu betrachten ist, und zieht nun zwischen Schleimhaut und Knochen weiter nach vorn bis zum Foramen parabasale des Parasphenoids, durch das hindurch er lateralwärts in das Cavum epiptericum zum Ganglion sphenopalatinum gelangt (Taf. LXXV, Fig. 38). In der Nomenclatur der menschlichen Anatomie würde der Anfangstheil des Nerven dem N. petrosus superficialis major, sein dünnerer Begleiter dem N. communicans des Gangl. geniculi cum N. petroso superficiali minori entsprechen. (Ueber den N. tympanicus des Glossopharyngeus bin ich mir noch nicht ganz klar geworden.) Vom Ganglion oticum bis zu dem nächsten Ganglion repräsentirt der Nerv lediglich den Petros. sup. major. Es ist dann wohl anzunehmen, dass er aus dem neben der Carotis gelegenen Ganglion durch sympathische Fasern verstärkt wird, die einen N. petrosus profundus major vertreten; von hier an wäre danach der Name N. Vidianus s. parabasalis gerechtfertigt. (Ueber den Namen s. die allgemeinen Bemerkungen über das Parasphenoid im zweiten Theil.)

Das Ganglion oticum ist wesentlich durch seine Lage beachtenswert; seine Wurzeln und Aeste habe ich im Einzelnen nicht verfolgt. Wie schon gesagt, ist es sehr ausgedehnt, sein hinterer Theil liegt lateral von der Pars cochlearis der Ohrkapsel, dorsal vom M. tensor tympani, sein vorderer lateral vom hinteren Theil der Ala temporalis, medial von dem R. mandibularis Trigemini. Das Ganglion durchsetzt das verdichtete Gewebe der Membrana spheno-obturatoria in der Weise, dass sein vorderer Theil dorsal von der Membran und vom Pterygoid im Gebiet des Cavum epiptericum (Taf. LXXV, Fig. 37), der hintere ventral von der Membran im Gebiet des Cavum tympani liegt, d. h. des Gebietes, das am Schädel als Cavum oder Fossa tympani zu bezeichnen ist (Textfig. 44; der hinterste Zipfel des Ganglion ist hier noch neben der Schneckenkapsel am N. petros. sup. maj. erkennbar, aber nicht bezeichnet).

Von den Venensinus des Schädels erwähne ich, dass auch jetzt der Sinus cavernosus noch durch eine starke quer verlaufende Bahn mit dem Sinus transversus verbunden ist und so sich in die V. capitis lateralis ergiesst (Textfig. 44), dass daneben aber die zweite caudale Fortsetzung des Sinus cavernosus (Sinus petrobasilaris Hochstetter) stark entwickelt ist (Textfig. 40—43). Diese Vene läuft medial vom Trigeminusganglion weiter caudalwärts, an der Grenze der Basalplatte und der Ohrkapsel gelegen, unter dem Foramen acusticum vorbei gegen das Foramen occipitale magnum hin. Bemerkenswert ist, dass sie da, wo sie medial von der Vagusgruppe und vom For. jugulare vorbeiläuft, eine Seitenbahn abgiebt, die durch dieses Foramen mit den Nerven aus dem Schädelraum austritt. Diese Bahn scheint von *Echidna* bisher nicht bekannt gewesen zu sein.

Ethmoidalregion. Die beiden Nischen am Caudalumfang einer jeden Nasenhöhle, die schon auf dem vorigen Stadium vorhanden waren, sind jetzt tiefer, und damit ist die sie trennende Leiste höher (in sagittaler Richtung) geworden (Textfig. 45). Dass diese Leiste die Bedeutung einer Muschel besitzt, kann wohl mit Sicherheit angenommen werden; um das wievielte Ethmoturbinale es sich aber handelt, vermag ich nicht zu sagen. Die Lamina cribrosa ist nun gut ausgebildet und besteht aus einem Gitterwerk von unter einander zusammenhängenden Knorpelbälkchen, das sich hinten und seitlich an den Rand der Fenestra cribrosa, medial an das Septum und vorn an die Unterfläche des Tectum nasi anschliesst. Die vorderen seitlichen Balken stossen an die Innenfläche des ersten Ethmoturbinale an. Wie schon auf dem vorigen Stadium festgestellt wurde, wird durch die Bildung der Lamina cribrosa von dem vorderen Theil des interfenestralen Septums der obere Abschnitt als Crista galli dem Schädelraum zugetheilt, doch

zeigt schon dieses Stadium einige Knorpelbalken, die sich neben dieser Crista galli emporziehen und so auch neben den beiden Flächen derselben ein Gitterwerk formiren.

Das Maxilloturbinale ist nicht allein länger geworden und springt von der Seitenwand aus weiter gegen das Lumen der Nasenhöhle vor, sondern bietet auch wichtige Formcomplicationen dar. Es zeigt nahe seinem freien Rande eine Strecke weit eine Wulstbildung sowohl auf seiner dorsalen (medialen), wie auf seiner ventralen (lateralen) Fläche, so dass in einigen Schnitten sein Querschnitt fast die Form eines Kreuzes besitzt. Das Ethmoturbinale I ist von sehr beträchtlicher Ausdehnung und gegen früher complicirt insofern, als dem hintersten Theil seiner medialen Oberfläche noch ein besonderer Knorpelwulst aufsitzt, der eine etwa vertical gestellte, rostralwärts ausgehöhlte Leiste bildet. Darin dürfte der erste Anfang der Wulstbildungen zu sehen sein, die, wie VAN BEMMELEN beschreibt, beim erwachsenen Thier die Innenfläche dieser Muschel bedecken. Dass die Balken der Lamina cribrosa sich längs der medialen Fläche des ersten Ethmoturbinale bis nahe an den Vorderrand desselben hinziehen, wurde schon bemerkt. Das zweite und das dritte Ethmoturbinale stellen Knorpelplatten dar, die mit ihrem Margo affixus der Seitenwand sowie der Randleiste der Lamina cribrosa ansitzen und flach convex gekrümmt sind, die Concavität nach vorn kehrend.

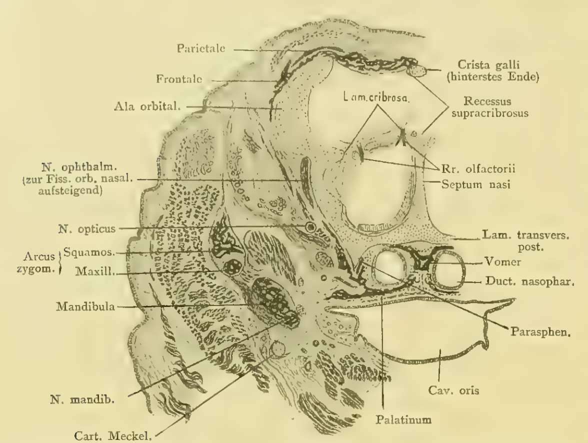


Fig. 46. Stadium 51 a, Objecttr. 10, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. ca. 8:1. Durch die Orbita vor dem Foramen pseudo-spheno-orbitale (dem vorderen Ausgang des Cavum epiptericum). Recessus supracribrosus.

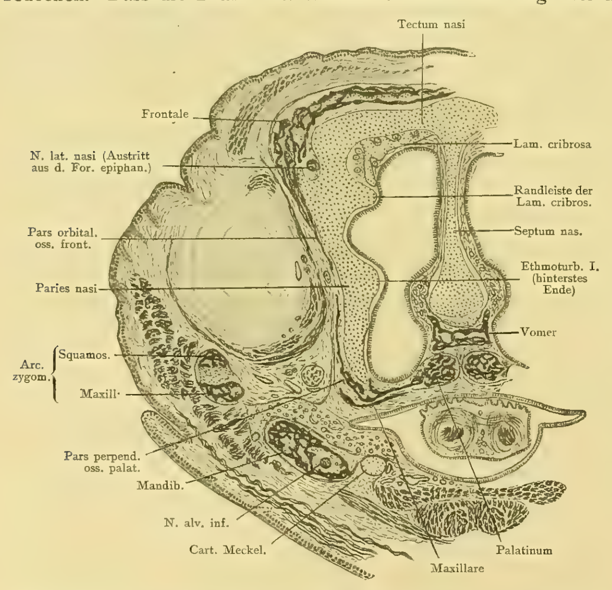


Fig. 47. Stadium 51 a, Objecttr. 7, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 13:1. Hinteres Ende des Ethmoturbinale I, vorderster Theil der Lamina cribrosa. Foramen epiphaniale.

Ausser diesen Muscheln, die ja schon auf den vorigen Stadien vorhanden waren, ist jetzt noch eine neue aufgetreten, die offenbar das Nasoturbinale des erwachsenen Thieres darstellt. Sie bildet zur Zeit eine auf dem Querschnitt etwa ovale Knorpelleiste, die in kurzer Entfernung über dem Maxilloturbinale der Seitenwand ansitzt, zum grössten Theil homocontinuirlich mit ihr verschmolzen, in ihrem vorderen Gebiet aber noch durch eine dünne Bindegewebsschicht davon getrennt (Textfig. 48). Nach

hinten zu nimmt sie an Dicke ab. Ihre Ausdehnung in longitudinaler Richtung ist nicht sehr bedeutend: sie liegt über dem mittleren Abschnitt (etwa dem mittelsten Fünftel) des Maxilloturbinale. Ihr hinteres Ende findet sich noch vor dem freien Rand des ersten Ethmoturbinale; sie liegt also ganz im präcerebralen Kapselgebiet, während die Ethmoturbinalia dem subcerebralen Abschnitt angehören.

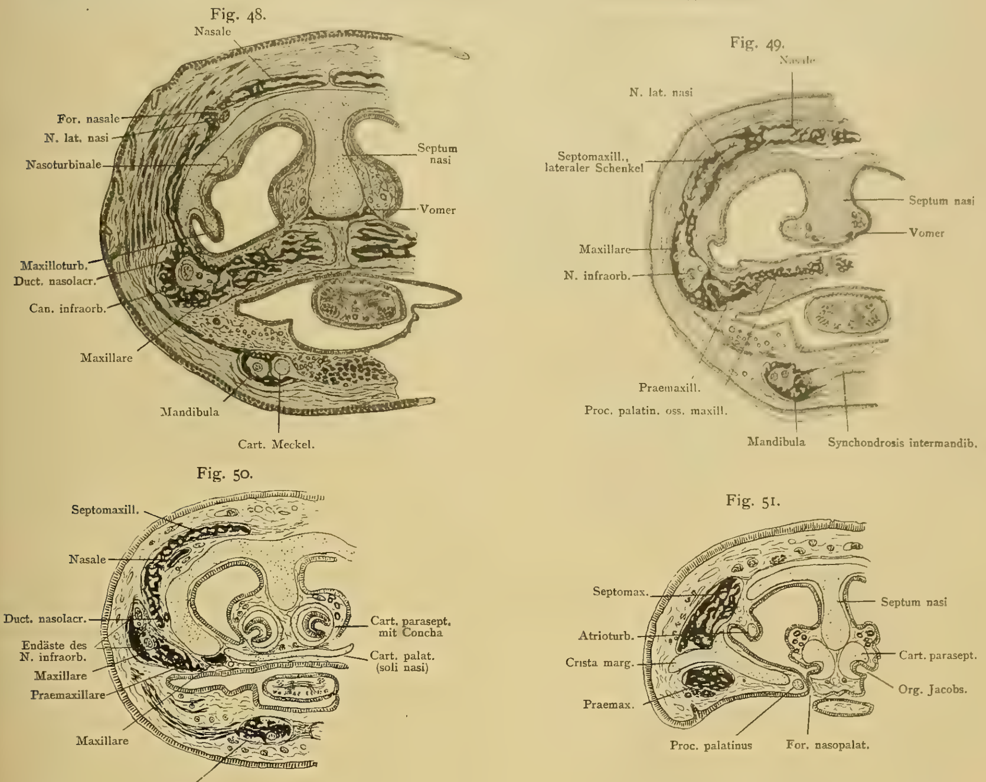


Fig. 48. Stadium 51 a, Objecttr. 4, Reihe 3, Schnitt 4, Vergr. 13:1. Anlage des Nasoturbinale. Wulstige Verdickungen des Maxilloturbinale.

Fig. 49. Stadium 51 a, Objecttr. 3, Reihe 4, Schnitt 7. Vergr. 13:1. Vorderer Theil des Maxilloturbinale. Communication beider Nasenhöhlen unter dem Septum.

Fig. 50. Stadium 51 a, Objecttr. 2, Reihe 3, Schnitt 2. Vergr. 13:1. Röhrenförmiger Theil der Cartilago paraseptalis. Breite Knorpelplatte der Cartilago palatina.

Fig. 51. Stadium 51 a, Objecttr. 1, Reihe 6, Schnitt 12. Vergr. 13:1. Hinterer Theil der Fenestra narina, vorderer Theil des Jacobson'schen Organes, Stiel der Cartilago palatina.

Auch im vordersten Gebiet der Nasenkapsel sind einige Weiterbildungen zu bemerken. Die beiden Hälften des Daches im Gebiet der vorderen Kuppel, zwischen den beiden Aperturae externae, steigen vom Septum aus nach beiden Seiten ziemlich steil auf, eine mediane Dachrinne zwischen sich lassend. Sehr auffallend ist ferner ein plattenförmiger Fortsatz (Textfig. 52, 53), der dem Processus alaris superior auf seiner Dorsalfläche hart an der Wurzel aufsitzt, nach vorn und hinten spitz auslaufend. Das Atrioturbinale zeigt eine bedeutende Ausdehnung. Eine Neuerung ist, dass der Ductus nasolacrimalis nicht mehr frei durch die hintere Abtheilung der Fenestra narina hindurchtritt, sondern durch ein allseitig

knorpelig umrandetes Foramen. Es hat sich vor dem Ductus eine Knorpelbrücke gebildet und die hinterste ventrale Ecke der Fenestra, die der Nerv benutzt, als Foramen abgetrennt. Weiter verdient Hervorhebung, dass der Winkel, den die Crista marginalis früher mit dem übrigen Boden bildete, jetzt so gut wie ganz ausgeglichen ist (Textfig. 52, 53), und die Crista jetzt in einer Flucht mit dem Boden liegt.

An dem röhrenförmig geschlossenen Abschnitt der Cartilago paraseptalis ist die Verwachsungsnaht nicht mehr erkennbar; von der lateralen Wand der Röhre aus springt eine Knorpelleiste („Muschel") in den Wulst vor, der von der lateralen Wand des Jacobson'schen Organes aus sich in das Lumen desselben vorwölbt (Textfig. 50). Ueber die knorpelige Gaumenplatte, die aus der Verschmelzung der beiden Processus palatini der Nasenkapsel hervorgegangen ist und unter den Paraseptalknorpeln lagert, ist etwas Neues nicht zu sagen (Textfig. 50, 51).

Fig. 52.

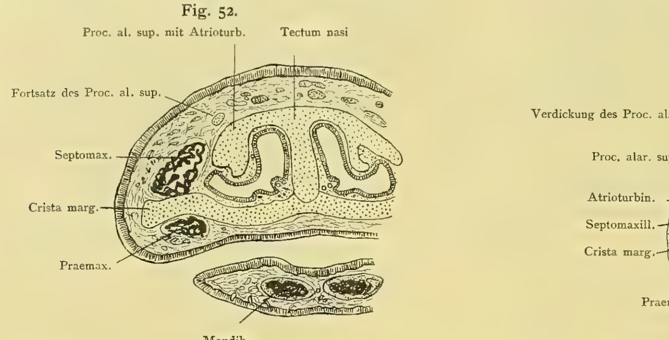


Fig. 53.

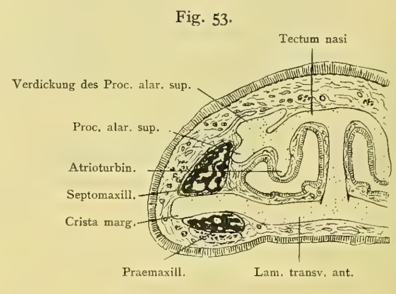


Fig. 52. Stadium 51a, Objecttr. 1, Reihe 6, Schnitt 1. Vergr. 13:1. Lamina transversalis anterior, Crista marginalis. Mitte der Fenestra narina.

Fig. 53. Stadium 51a, Objecttr. 1, Reihe 5, Schnitt 6. Vergr. 13:1. Vorderer Theil der Fenestra narina. Processus alaris superior mit dorsaler Verdickung. Atrioturbinale.

An die soeben geschilderten Verhältnisse des Ethmoidalskeletes auf Stadium 51a schliessen sich die Befunde an, die von W. N. Parker (1894), sowie von J. T. Wilson (1901) an Beuteljungen und jungen ausgebildeten Thieren von *Echidna* erhoben worden sind. Von den drei Thieren, die W. N. Parker untersuchte, war das jüngere offenbar nur wenig, die beiden anderen dagegen wesentlich älter als Semon's Stadium 51a; die Länge des ersteren betrug 12,5 cm, die der beiden anderen 21,5 und 25,5 cm. Aber auch in dem älteren Stadium war, Parker's Darstellung zu Folge, das ganze Nasenskelet noch knorpelig, die Nasenhöhle selbst, im Vergleich mit der des erwachsenen Thieres, noch kurz und weit. In den meisten Einzelheiten entspricht der von Parker geschilderte Zustand dem des Stadiums 51a. Die wichtigste Abweichung betrifft die Muscheln, von denen Parker ausser dem Maxilloturbinale in dem jüngeren Stadium 6, in den älteren 7, vielleicht sogar 8 constatirte. Dabei ist aber als erstes Ethmoturbinale das Nasoturbinale gerechnet, das auf dem älteren Stadium (Fig. 3 und 15 bei Parker) eine beträchtliche Höhenentwickelung zeigt und thatsächlich in einer Reihe mit den Ethmoturbinalia, als vorderstes derselben, liegt. Sehr gut entwickelt war in Parker's Exemplaren das Atrioturbinale (Alinasal turbinal), dem Parker auch eine besondere Beachtung gewidmet hat. Nicht unwahrscheinlich ist mir seine Auffassung, dass der Wulst, in den es sich erstreckt, die Bedeutung einer Klappe besitzt. Es heisst darüber: Das Ali-nasal turbinal „passes into the valvular process already noticed as extending into the nostril from the inner side, and a turbinal-like ridge is thus formed from the roof of the anterior part of the nasal cavity — this ends anteriorly to the „maxillo-turbinal". In stage II the ridge supports a very complete valve, which can probably close the aperture of the nostril completely." Das Maxilloturbinale zeigt in Parker's älterem Stadium (Fig. 15) die von mir beschriebenen Wulstbildungen noch weiter entwickelt und auf dem Querschnitt demnach eine ausgesprochene Kreuzform. Die übrigen Theile des knorpeligen Nasenskeletes, soweit sie von Parker geschildert werden, zeigen ziemlich das gleiche Verhalten, wie in Semon's Stadium 51a.

Von den beiden Thieren, die Wilson untersuchte, entspricht das jüngere, das ausführlicher beschrieben wird, dem Semon'schen Stadium 51a; das ältere war etwas länger. Wilson beschränkt sich auf eine Darstellung der Verhältnisse im vordersten Gebiet der Nasenkapsel an der Hand eines Plattenmodelles, das manches Interessante zeigt, und von dessen Abbildungen ich daher hier Copien gebe (Textfig. 54 und 55). So ist auf ihm die Aufrichtung des Daches im Gebiet der vorderen Kuppel gut sichtbar, ferner zeigt sich der vordere Kuppelknorpel mit dem Processus alaris inferior vergrössert, und an den oberen Theil des Processus alaris superior schliesst sich ein nach vorn vorspringender Fortsatz an, offenbar dem plattenförmigen Aufsatz entsprechend, der auch auf Semon's Stadium 51a zu constatiren war. Die ganze vordere Partie der Nasenkapsel erscheint gegenüber dem von mir modellirten Stadium 48a sehr in die Länge gewachsen, die Fenestra septi und die Fenestra narina, namentlich der hintere Theil der letzteren (hinter dem Processus alaris superior), sehr gross. Ein abgeschlossenes Foramen für den Ductus nasolacrimalis besteht noch nicht. Das Atrioturbinale ist durch beträchtliche Grösse ausgezeichnet; Wilson scheint es aber nicht als etwas Besonderes, sondern nur als Theil der Seitenwand der Nasenkapsel („alinasal") aufzufassen. Die Crista marginalis des Bodens erstreckt sich etwas über das Gebiet der Fenestra narina hinaus nach hinten, ist also sehr ausgedehnt; die beiderseitigen Processus palatini bilden eine einheitliche Knorpelplatte, die jederseits durch einen dünnen Stiel an der Lamina transversalis anterior befestigt ist. Neu und fremdartig erscheint ein unpaarer medianer Knorpel zwischen den vorderen Enden beider Paraseptalknorpel ventral von dem Septum und ganz ohne Zusammenhang mit demselben: Wilson giebt an, dass er als isolirter Knorpel die Skeletgrundlage der Papilla palatina bilde (Textfig. 55). Auf den von mir untersuchten Stadien war von ihm noch nichts zu sehen.

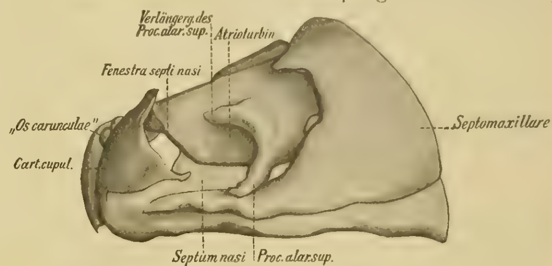


Fig. 54. Modell der Ethmoidalregion des Schädels von einem älteren Beuteljungen von *Echidna*. Ansicht von der linken Seite. Nach J. T. Wilson (1901).

Visceralskelet. Die Pfanne am proximalen Ende des Meckel'schen Knorpels, das die Grundlage des Hammers bildet, ist tiefer geworden, sie kehrt ihre Concavität im hintersten Abschnitt medial-, im vordersten direkt aufwärts (Textfig. 42 und 43). Das Manubrium mallei stellt einen kräftigen, medial- und ventralwärts gerichteten Fortsatz dar, dessen untere Hälfte hakenförmig medial- und vorwärts gekrümmt ist und so gegen die laterale Wand des Cavum tympani vorspringt, die er stark medialwärts gegen den Raum der Paukenhöhle vorwölbt. Das unterste Ende krümmt sich übrigens wieder etwas lateralwärts. An das proximale aufgetriebene Ende des Meckel'schen Knorpels schliesst sich der übrige verjüngte Abschnitt des letzteren noch durchaus homocontinuirlich an und ist als drehrunder Stab weit nach vorn hin zu verfolgen. Doch zeigt auch er Veränderungen gegen früher. So hat die perichondrale Knochenlamelle, die ihm schon auf Stadium 49 dicht vor dem proximalen Gelenkende am medial-ventralen Umfang eng anlag und die sich weiter nach vorn in das rein als Deckknochen erscheinende Goniale fortsetzt, an Ausdehnung gewonnen, und unter ihr erscheint der Contur des Knorpels (namentlich am ventralen Umfang) stellenweise wie angenagt, durch eindringendes periostales Gewebe ausgebuchtet. Es beginnt also hier die Zerstörung

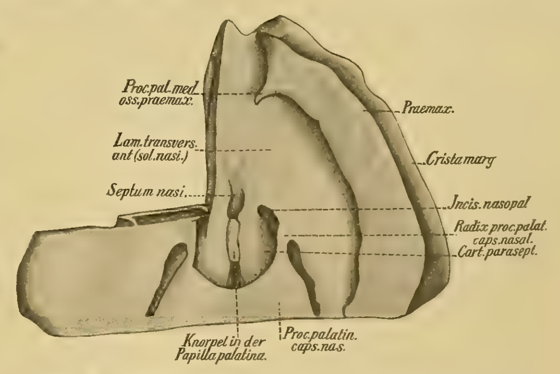


Fig. 55. Dasselbe Modell wie Fig. 54; Ansicht von der Ventralseite. Nach J. T. Wilson (1901).

des Knorpels. Tiefer greifende Veränderungen zeigen sich aber am vorderen Ende des Knorpels. Die Synchondrose zwischen den beiderseitigen Knorpeln ist zwar noch als breite Knorpelplatte vorhanden (Textfig. 49), ihre beiden Seitenränder sind aber nicht mehr glatt, sondern unregelmässig begrenzt, erscheinen wie angefressen, und einem jeden schliesst sich, ganz wie es für die Ossification knorpelig präformirter Knochen typisch ist, ein zum Unterkiefer gehöriges spongiöses Knochenbalkenwerk an, dessen Räume von primordialem Markgewebe erfüllt sind. Es ist also keine Frage, dass der frühere laterale Theil der Synchondrose, der dem ehemaligen Meckel'schen Knorpel selbst entsprach, zerstört und durch Knochen ersetzt ist. Letzterer setzt sich als perichondrale Lamelle auch noch eine kurze Strecke weit medialwärts auf die dorsale und die ventrale Fläche der Synchondrose fort, eine Einrichtung, durch die offenbar eine sehr feste Verbindung zwischen dem Unterkiefer und der Knorpelplatte geschaffen wird. Auf diese Weise ist die letztere jetzt zu einer Synchondrose zwischen den beiden Unterkiefern geworden. Auch hinter und vor der Synchondrose zeigen sich die prinzipiell gleichen Erscheinungen. Hinter ihr ist noch wenigstens durch einige Schnitte der Zerfallsprocess des Meckel'schen Knorpels (vom lateralen Umfang her) und sein Ersatz durch Knochenbälkchen zu constatiren, und vor der Synchondrose zeigt sich das Gleiche an dem vordersten, frei vorspringenden Ende des Meckel'schen Knorpels. Dasselbe ist von lateral her durch den Unterkiefer umwachsen und zum Zerfall gebracht. Nur Reste des Knorpels sind auf den Schnitten noch erkennbar, ganz in die Mandibula eingeschlossen, deren Knochenbalken ihm eng anliegen. Auch hier geht die Zerstörung vom lateralen Umfang des Knorpels aus.

Im Gegensatz zu diesen Zerstörungsprocessen, die am Knorpel selbst beobachtet werden, hat die mediane Verdichtung des Bindegewebes, die schon auf Stadium 49 zwischen den vordersten Enden der Meckel'schen Knorpel auftrat, zugenommen und so eine vor der Intermandibular-Synchondrose gelegene und nicht mit ihr zusammenhängende vordere intermandibulare Verbindung geschaffen, deren Material Bindegewebe ist, stellenweise jedoch auch knorpelähnlichen Charakter besitzt. Sie verbindet die vorderen Enden der Mandibulae, in denen die der Meckel'schen Knorpel eingeschlossen sind.

Der Amboss stellt, wie auf Stadium 48, eine nicht sehr dicke Knorpelplatte dar, die der Pfanne des Hammerkopfes eng, nur durch eine dünne Bindegewebszone getrennt, anliegt. Entsprechend der Configuration der Pfanne liegt die Ambossplatte in der Hauptsache dorsal auf der Pfanne (Textfig. 44), nur ihre hinterste als kurzer caudaler Fortsatz vorspringende Ecke liegt der medialwärts gekehrten Concavität der Pfanne an (Textfig. 43). Mit diesem Fortsatz verbindet sich durch eine Bindegewebsschicht der Stapesstiel. Die laterale Randpartie der dorsalen Ambossfläche ist nach wie vor mit der Crista parotica an ihrem vorderen Ende bindegewebig verbunden (Textfig. 44); im Uebrigen blickt diese Fläche gegen den Anfangstheil des Sulcus facialis (s. Ohrkapsel).

Eine bedeutendere Veränderung seiner Form hat der Stapes erlitten; derselbe gleicht jetzt dem ausgebildeten Skeletstück, abgesehen davon, dass er noch ganz knorpelig ist. Die charakteristische Veränderung besteht darin, dass sein mediales, in die Fenestra vestibuli eingelassenes Ende jetzt nicht mehr eine einfache rundliche Verdickung, ein Köpfchen, darstellt, sondern sich zu einer breiten Scheibe oder Platte umgestaltet hat. Dies ist erfolgt dadurch, dass das Köpfchen an seiner Circumferenz einen ringförmigen Zuwachs erhalten hat. Die Schnitte (Textfig. 41, 42) lassen das gut erkennen und zeigen noch die Grenze des ursprünglichen Capitulums und des neu hinzugekommenen peripheren Ringtheiles. Sie erwecken so den Eindruck, als ob der letztere aus der Verknorpelung des Bindegewebes entstanden sei, das vorher das Stapesköpfchen circulär umgab und mit den Rändern der Fenestra vestibuli verband; ob diese Bindegewebsschicht aber ursprünglich dem Ohrkapselblastem angehörte oder mit der Stapesanlage an seinen Ort gelangte, lässt sich nicht sagen.

Vom Hyobranchialskelet ist nur der obere Abschnitt des Reichert'schen Knorpels (des Cornu hyale) in der Serie erhalten, der das gleiche Verhalten zeigt wie in Serie 49, d. h. an drei Stellen mit der Ohrkapsel in Verbindung steht, nämlich: mit der Crista parotica (homocontinuirlich knorpeliger Uebergang, Textfig. 41), hinter der Fenestra vestibuli, in der Höhe des oberen Randes der Fenestra cochleae (innige Aneinanderlagerung, bindegewebige Vereinigung), und in kurzer Entfernung ventral davon (ebenfalls bindegewebige Verlöthung, Textfig. 40). Zwischen diesen drei Stellen liegen die beiden schon bekannten Foramina: das Foramen stylomastoidum primitivum und der Canalis craniotympanalis. Letzterer ist noch ein enger, mit Bindegewebe erfüllter Spaltraum (Spatium craniotympanale, Textfig. 40. Da das obere Ende des Reichert-schen Knorpels in rostro-caudaler Richtung Krümmungen zeigt, so ist in dem Schnitt nur seine unterste Anlagerungsstelle an die Schneckenkapsel getroffen).

Deckknochen.

Parietale. Der Fortschritt, den das Parietale gegenüber Stadium 49 erkennen lässt, besteht vor allem in einer starken Verdickung des Knochens. An seinem formalen Verhalten hat sich aber wenig geändert. Der Knochen besteht somit noch aus einer einheitlichen Platte, an die sich vorn ein rechter und ein linker schmalerer Streifen anschliessen. Die Platte deckt den hinteren Theil des Cavum cranii vor dem knorpeligen Tectum posterius, die vorderen paarigen Verlängerungen liegen, wie vorher, noch ganz lateral und begrenzen noch eine grosse mediane Dachfontanelle. Vorn schieben sie sich auf die Seitentheile der hinteren Abschnitte der Frontalia herauf (Textfig. 45). Auffallend ist, dass der vordere paarige Streifen des Parietale auch jetzt noch sehr wenig weit medialwärts auf das Dach des Cavum cranii vorragt, und dass diese mediale Randpartie auf eine lange Strecke von dem übrigen Theil des Knochens abgetrennt ist, so den Eindruck einer selbständigen Bildung erweckend. Doch steht sie hinten in Zusammenhang mit jenem (Textfig. 39—44).

Die schon auf dem früheren Stadium erwähnte unpaare Knorpelplatte unter dem einheitlichen Abschnitt des Parietale ist auch jetzt noch vorhanden, vom übrigen Knorpelschädel völlig isolirt (Textfig. 39).

Frontale (Textfig. 45—47). Beide Abschnitte des Frontale, die Squama wie die Pars orbitalis, haben sich wieder weiter ausgedehnt. Die Vereinigung der beiderseitigen Squamae durch eine mediane Sutura frontalis hat nach hinten hin Fortschritte gemacht und betrifft nicht nur die Abschnitte der Knochen, die auf dem Nasenkapseldach liegen, sondern eine Strecke weit auch noch die das Cavum cranii deckenden Theile. Die hintersten Theile der Knochen werden aber noch durch einen weiten Zwischenraum von einander getrennt. Ein jeder derselben stellt einen schmalen Knochenstreifen dar, der medial von dem oberen Rand der knorpeligen Commissura orbitoparietalis in horizontaler Lage nach hinten zieht. Die Pars orbitalis schliesst sich unter abgerundetem rechten Winkel an die Squama an und steigt jetzt an der medialen Orbitalwand weit herab. Sie verschliesst das For. epiphaniale (Textfig. 47), sowie die Fissura orbitonasalis bis auf die hinterste Ecke, die zum Durchtritt des N. ethmoidalis offen bleibt, und reicht unterhalb der Fissura an der Seitenwand der Nasenkapsel bis nahe an den oberen Rand der Pars perpendicularis des Palatinums herab (Textfig. 47). So wird jetzt der grösste Theil der Nasenkapselseitenwand von Deckknochen überlagert (Septomaxillare, Maxillare, Frontale). Auch zum Ductus nasolacrimalis ist das Frontale jetzt in Beziehung getreten: es hat sich auch an den Theil der Nasenkapselseitenwand ausgedehnt, der den Eingang zum Canalis nasolacrimalis medial begrenzt, und bildet somit jetzt selbst diese mediale Begrenzung.

An den Beziehungen zu den benachbarten Knochen hat sich principiell nichts geändert, doch sind die Partien, die von dem Nasale (vorn), dem Parietale (hinten-seitlich) und dem Maxillare (ventral) bedeckt werden, grösser geworden, wofür theils das Wachsthum des Frontale selbst, theils das der Nachbarknochen verantwortlich zu machen ist. Die Annäherung des ventralen Randes des Frontale an die Pars perpendicularis des Palatinums wurde schon erwähnt.

Squamosum (Textfig. 40—47). Das Squamosum hat in seiner hinteren breiten Hälfte an Ausdehnung zugenommen und zeigt ungefähr das Verhalten, das VAN BEMMELEN auf Taf. XXXI, Fig. 4, 5, 6 seiner Arbeit abbildet. Aus der Fig. 5 geht hervor, dass der Knochen in seiner hinteren Hälfte jetzt eine sehr beträchtliche Höhe besitzt und über die obere Grenze der Ohrkapsel hinweg auf die Supracapsularplatte sich ausdehnt. Das Gleiche lehren die von mir gegebenen Textfigg. 40—43. Caudalwärts reicht er nicht bis zum hinteren Ende der Crista parotica, sondern schliesst vorher mit geradem, vertical verlaufendem Rande ab. Der hintere Abschnitt der Crista, der sich in den REICHERT'schen Knorpel fortsetzt, bleibt somit von dem Squamosum unbedeckt (Textfig. 41). Die hohe Squamosumplatte dehnt sich aber auch vor der Ohrkapsel noch weit nach vorn hin aus, bis fast an die Ala orbitalis (Textfig. 43, 44). Ihr oberer Rand liegt dabei der Aussenfläche der Commissura orbitoparietalis eng an und verlässt diese erst dicht hinter ihrem Uebergang in die Ala orbitalis, um selbst absteigend in den oberen Rand des Processus zygomaticus überzugehen. Letzterer verbindet sich, wie vorher, mit dem Maxillare zur Bildung des Jochbogens (Textfig. 45, 46). Der Canalis temporalis hat in seinem hinteren, zwischen Ohrkapsel und Squamosum gelegenen Abschnitt mit der Ausdehnung des letzteren in caudaler Richtung ebenfalls an Länge gewonnen (Textfig. 39—43); hinten öffnet er sich. Sein vorderer Abschnitt liegt nach wie vor zwischen dem Squamosum und der Commissura orbitoparietalis (der ja nur der Dorsalrand des Knochens anliegt). Der M. temporalis erstreckt sich bis weit nach hinten in den Kanal hinein. Erwähnenswerth ist ein Knorpelherd, der sich an der medialen Fläche des Squamosums findet und sich auch zwischen die Knorpelbälkchen hinein erstreckt (Textfig. 40—43). Er liegt lateral vom vorderen Ende der Crista parotica, hängt aber mit dieser nicht knorpelig, sondern nur bindegewebig zusammen. Nach den Befunden in den Stadien 49 und 50 ist es wohl das Wahrscheinlichste, dass er als abgelöste Partie der Crista parotica aufzufassen ist, allerdings wäre dabei anzunehmen, dass er noch selbständig weiter gewachsen ist, d. h. dass im Anschluss an ihn noch ein Theil des Bindegewebes, das von dem Squamosum umfasst wurde, verknorpelte.

Das Verhältniss des Squamosums zur Crista parotica hat im Uebrigen noch dadurch eine Aenderung erfahren, dass der Knochen vom Seitenumfang der Crista aus direct nach abwärts gewachsen ist (Textfig. 43). Er folgt also mit dieser ventralwärts vortretenden Randpartie nicht mehr der Crista selbst, die hier medialwärts umbiegt, sondern lässt die Unterfläche derselben bis zu dem medialen Rande frei. Der Raumbezirk, der an der Unterfläche der Crista liegt und lateral durch das Squamosum begrenzt wird, entspricht meiner Ansicht nach dem Recessus epitympanicus des erwachsenen Schädels.

In dem Gebiet vor der Ohrkapsel hat sich der ventrale Rand des Sqamosums, der die Anlagerungsstätte für den Unterkiefer bildet, mit dem übrigen Knochen auch weiter entwickelt, sich vor allem beträchtlich in querer Richtung verbreitert und bildet jetzt sogar einen besonderen medialwärts gesimsförmig vortretenden platten Fortsatz (was VAN BEMMELN's Fig. 5 auf Taf. XXI und meine eigene Fig. 37 auf Taf. LXXV gut zeigt). Damit ist natürlich auch die ventralwärts blickende Anlagerungsfläche für den Unterkiefer breiter geworden. An dieser Fläche steht das spongiöse Balkenwerk des Squamosums noch frei an, und der Verschluss der Räume kommt nur durch den dicken Periostüberzug zu Stande. Zwischen diesem und der Periostkappe des Unterkiefers liegt der Spaltraum der Kiefergelenkhöhle (s. Unterkiefer). — Noch mag besonders darauf hingewiesen sein, dass das Squamosum durch die Ohrkapsel, die Supracapsularplatte und

die Commissura orbitoparietalis von dem primordialen Cavum cranii, und durch die Membrana spheno-obturatoria von dem Cavum epiptericum getrennt wird.

Nasale (Textfig. 48—50). Beide Nasalia sind jetzt in ganzer Länge durch eine mediane Sutura internasalis auf dem Nasenkapseldach unter einander verbunden und von beträchtlicher Dicke. Dünn geblieben sind nur die Partien, die sich mit anderen Knochen decken. Als solche Nachbarknochen kommen Septomaxillare, Maxillare, Frontale, im Wesentlichen in der früher geschilderten Weise, in Betracht; die Verbindung mit dem Septomaxillare ist jedoch dadurch complicirter geworden, dass der genannte Knochen, der jetzt auch die Mittellinie erreicht hat, dicht neben derselben eine kleine Zacke nach hinten sendet, die sich auch auf das Nasale heraufschiebt. Das Nasale wird von einigen Oeffnungen (Foramina nasalia) durchsetzt, von denen einige, wie jetzt mit genügender Sicherheit zu erkennen ist, neben Gefässen auch Aestchen des N. lateralis nasi hindurchtreten lassen. Der Stamm dieses Nerven liegt nach wie vor auf der Nasenkapsel, bedeckt vom Nasale (Textfig. 48).

Septomaxillare (Textfig. 49—53). Zeigt auch jetzt noch wesentlich das gleiche Verhalten wie vorher, ist aber weit kräftiger und ausgedehnter geworden. Namentlich der vordere platte Theil besitzt beträchtlichere Dicke und Breite als früher. Der Knochen liegt der Dorsalfläche der (jetzt horizontal nach der Seite vorspringenden) Crista marginalis auf und nimmt fast die ganze Breite derselben ein, nur ihren lateralen Rand frei lassend. Sein hinterer breiterer Theil deckt, wie früher, den hinteren schmalen Theil der Fenestra narina (Textfig. 51), sowie die Nasenkapselseitenwand hinter derselben, dehnt sich aber jetzt auch auf dem Nasenkapseldach weiter aus und bleibt mit seinem Innenrande nur durch eine schmale, mediane Bindegewebszone von dem Knochen der anderen Seite getrennt (Textfig. 50). Der Hinterrand des Knochens gabelt sich in zwei Schenkel, einen medialen und einen lateralen, die sich beide auf das Nasale caudalwärts vorschieben, von diesem aber jetzt fester umfasst werden, in Falze desselben eingelassen sind. Der laterale Schenkel wird an seinem Ventralrand von dem Proc. frontalis des Maxillare überlagert (Textfig. 49). Der vorderste Theil des Septomaxillare liegt nach wie vor flach am Ventralumfang des vorderen Abschnittes der Fenestra narina. Von dem Praemaxillare wird das Septomaxillare noch überall durch die Crista marginalis des Nasenkapselbodens getrennt.

Beide Aeste des N. lateralis nasi, der laterale wie der mediale, werden, nachdem sie unter dem Vorderrand des Nasale hervorgetreten sind, zunächst von dem Septomaxillare bedeckt und gelangen dann erst unter diesem hervor zur Haut über der Spitze der knorpeligen Nase. Der laterale giebt Aeste in die Umgebung der Fenestra narina ab, auch zum Atrioturbinale.

Parasphenoid (Textfig. 44—46). Zeigt im Wesentlichen das Verhalten wie auf Stadium 49. Das hinterste Ende des Knochens findet sich lateral von der ventralen Mündung des For. caroticum, am medialen Umfang der Pars cochlearis der Ohrkapsel, dorsal von dem Pterygoid (Textfig. 44). Von hier erstreckt sich der Knochen immer an der lateralen Wand des Ductus nasopharyngeus nach vorn bis an den Processus maxillaris posterior der Nasenkapselseitenwand (Textfig. 46). Dabei kehrt er immer dem genannten Ductus seine mediale Fläche zu, während die laterale Fläche hinten gegen die Schneckenkapsel, dann gegen den absteigenden Theil der Ala temporalis, endlich (im vordersten Abschnitt) gegen das Cavum epiptericum blickt. Wie die Textfig. 45 lehrt, bildet das Parasphenoid die mediale Wand des vordersten Theiles dieses Raumes, der ventral vom Caudalabschnitt der Nasenkapsel liegt und seinen Boden durch das Palatinum erhält. Auf das letztere stützt sich das Parasphenoid mit breiter Fussplatte, und auch sein dorsaler Rand zeigt eine Verbreiterung zur Anlagerung an den Nasenkapselboden (die Lam. transversalis posterior). Den vorderen Theil des Parasphenoids durchsetzt das Foramen parabasale (Taf. LXXV, Fig. 38); in

einiger Entfernung vor demselben hört dann der Knochen auf, indem sich sein vorderstes Ende an die laterale Fläche der medialen Lamelle der Pars perpendicularis ossis palatini anlegt (Textfig. 46).

Vomer (Textfig. 46—49). Die Form, die der Vomer schon auf Stadium 49 erlangt hatte, ist jetzt noch schärfer ausgeprägt. Die beiden vorderen Spitzen, in die er vorhin schon auslief, sind jetzt etwas länger geworden (Textfig. 49); der vordere Theil des Knochens hat sich im Uebrigen in transversaler Richtung verbreitert, sonst aber seine dorso-ventral abgeplattete Form behalten. Weiter nach hinten ändert sich das: der mediane Haupttheil des Knochens erscheint in dorso-ventraler Richtung stärker entwickelt, allerdings so, dass die Höhe immer noch etwas hinter dem queren Durchmesser zurückbleibt. So trennt dieser Theil die hinteren Hälften beider Nasenhöhlen in ihrem untersten Abschnitt sowie die paarigen Ductus nasopharyngei von einander, wobei er vorn den medialen Rändern der Processus palatini beider Maxillaria, hinten denen der Partes horizontales beider Palatina aufruht (Textfig. 46). Caudal läuft er dann wieder in einen platten Endabschnitt aus, der am Dach des einheitlichen Ductus nasopharyngeus liegt. Dem geschilderten medianen Haupttheil des Knochens sitzen nun am oberen Rande seitlich Leisten an: die ursprünglichen lateralen Randpartien des Knochens, die ihre anfängliche Dünne bewahrt haben. In der vorderen Hälfte des Knochens sind diese Leisten niedrig und direct aufwärts gegen den breiten Ventralrand des knorpeligen Nasenseptums gerichtet, weiter hinten verbreitern sie sich beträchtlich und gehen mehr lateralwärts aus einander. Diese hintersten Abschnitte, die Alae vomeris, liegen den Laminae transversales posteriores der Nasenkapseln an (Textfig. 46).

Praemaxillare (Textfig. 49—53). Das Praemaxillare zeigt gegen früher die wichtige Veränderung, dass der Processus praenasalis fast völlig verschwunden ist. Nur einige Schnitte lassen an der Stelle, wo er lag, noch eine hellere homogene Partie (Knochengrundsubstanz) erkennen. Doch ist die Caruncula mit ihrem dicken Hornüberzug noch gut ausgebildet. Entsprechend dem Schwund des Pränasalfortsatzes sind jetzt zwei völlig von einander isolirte Praemaxillaria vorhanden, die an der Unterfläche des Nasalkapselbodens liegen. Die Form eines jeden ist in der Hauptsache noch die gleiche wie in dem Modell (Taf. LXIX, Fig. 7), doch springt auch jetzt noch der bereits in den Stadien 49 und 50 erkennbare Processus palatinus medialis als kurze Spitze, von der Stelle, wo die beiden Abschnitte des medialen Randes zusammenstossen, nach hinten vor (vergl. Textfig. 55). Der vordere Abschnitt des medialen Randes läuft parallel und sehr nahe dem entsprechenden Rande des andersseitigen Knochens von vorn nach hinten. Der laterale Rand des Knochens reicht bis nahe an den freien Rand der Crista marginalis nach aussen. Die vorderste Spitze des Knochens liegt dem Knorpel der Nasenkapsel ganz eng, ohne trennendes Bindegewebe, an.

Maxillare (Textfig. 47—50). Das Maxillare ist gegen früher noch kräftiger und grösser geworden, bietet aber sonst wesentlich in allen seinen Theilen: Corpus, Processus frontalis, Proc. palatinus, Proc. zygomaticus, das gleiche Verhalten wie vorher. Doch ist der dünne vordere Auswuchs des Processus palatinus, der zwischen dem Ventralrand der Nasenkapselseitenwand und der knorpeligen Gaumenplatte sich nach vorn schiebt, grösser geworden und füllt einen grösseren Theil des Zwischenraumes zwischen den beiden genannten Theilen aus (Textfig. 50). Bemerkenswerth ist die sehr grosse Zahl von Nervenlöchern, die bei dem vorliegenden Embryo aus dem Canalis infraorbitalis herausführen. Ich constatirte ein Foramen maxillopalatinum posterius, durch das an der Gaumenfläche des Knochens ein enger, vom Canalis infraorbitalis medialwärts abzweigender Nebenkanal sich öffnet, und nicht weniger als zehn Foramina maxillofacialia posteriora, die die Gesichtsfläche des Knochens, theils mehr ventral, theils mehr dorsal, auf kürzerem oder längerem Wege durchsetzen. Vorn zeigt sich das gleiche Verhalten wie früher: der Infraorbitalkanal öffnet sich direct nach vorn, die laterale Wand des Maxillare setzt sich

aber als schmale Knochenzunge noch weiter nach vorn zwischen dem Septomaxillare (dorsal) und dem Praemaxillare (basal) fort, und durch die Lücken zwischen den genannten Knochen (Foramen maxillopalatinum anterius zwischen Maxillare und Praemaxillare, Foramen maxillofaciale anterius zwischen Maxillare und Septomaxillare) treten die Endäste des N. infraorbitalis hindurch (Textfig. 50).

In Bezug auf die Verbindungen des Maxillare mit anderen Knochen (Septomaxillare, Nasale, Frontale, Praemaxillare, Palatinum, Vomer, Maxillare der anderen Seite) bestehen die gleichen Verhältnisse, wie in Stadium 49.

Palatinum (Textfig. 45—47; Taf. LXXV, Fig. 37, 38). Vom Palatinum zeigt die Pars horizontalis wesentlich das gleiche Verhalten wie auf dem vorigen Stadium. Ihr vorderster Theil liegt am Boden des hinteren Abschnittes der Nasenhöhle und schiebt sich hier auf das Maxillare herauf; der mittlere Theil bildet den Skeletboden des Ductus nasopharyngeus der gleichen Seite, der hintere den der gleichseitigen Hälfte des unpaaren Ductusabschnittes (Textfig. 45—47). Entsprechend den beiden vorderen Theilen verbindet sich das Palatinum medial mit dem Vomer in der schon beim Vomer erwähnten Weise und ergänzt das niedrige, von dem genannten Knochen gebildete knöcherne Septum zwischen jenen Raumabschnitten (Textfig. 46, 47). Die Vereinigung der beiderseitigen Palatina durch die Sutura palatina mediana reicht weiter caudalwärts, setzt sich also auch unter dem unpaaren Abschnitt des Ductus nasopharyngeus noch eine Strecke weit fort, doch nicht ganz bis zum hinteren Ende desselben. Schon vorher divergiren die Innenränder der beiden Palatina. Foramina palatina, die aus dem im Palatinum befindlichen Canalis pterygopalatinus herausführen und die Pars horizontalis des Knochens durchsetzen, zeigt das vorliegende Stadium drei, ein For. pal. anterius, medium und posterius; das mittlere liegt zugleich etwas mehr medial als die beiden anderen. — Wie früher, so liegt auch jetzt das hintere Ende des Palatinums der Ala temporalis an, der mittlere Abschnitt wird durch das Parasphenoid von der Schädelbasis (der Lamina transversalis posterior) abgedrängt, der vordere stützt sich gegen den Ventralrand der Nasenkapselseitenwand. Der laterale Randbezirk, der noch über die Befestigungslinie des Parasphenoids hinaus lateralwärts vorspringt, ist jetzt etwas ausgedehnter als früher; seine niedrige, lateralwärts blickende Kante ist leicht rinnenförmig gehöhlt und enthält den Proc. anterior der Ala temporalis eingelagert (Textfig. 45). Das Palatinum betheiligt sich so an der Bildung des Bodens für das Cavum epiptericum, das, wie p. 628 geschildert, zur Zeit gegen die übrige Orbitotemporalgegend erst durch die bindegewebige Membrana spheno-obturatoria begrenzt wird.

Von der Pars perpendicularis des Gaumenbeines steigt die Lamina lateralis in beträchtlicherer Höhe an der Seitenwand des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel in die Höhe, ohne jedoch noch den Unterrand der Pars orbitalis des Frontale zu erreichen. Die Lamina medialis ist nach wie vor sehr niedrig (Textfig. 46, 47).

Das Foramen sphenopalatinum ist allseitig knöchern umrandet. Er führt einerseits nach hinten hin in den Canalis pterygopalatinus, der das Palatinum selbst durchsetzt, andererseits nach innen und vorn in den kurzen Canalis sphenopalatinus, der zwischen dem Palatinum und dem Unterrand der Nasenkapselseitenwand in den Raum der Nasenkapsel dringt. Hinter dem For. sphenopalatinum liegt ebenfalls an der Lateralfläche des Palatinums das Foramen pterygopalatinum, das nur in den Canalis pterygopalatinus hineinführt.

Pterygoid (Taf. LXXV, Fig. 37). Das Pterygoid hat in seinem Wachsthum weitere erhebliche Fortschritte gemacht, so dass sein hinteres Ende ventral von der Schneckenkapsel liegt. Dieses hintere Ende stützt sich mit seiner medialen Randpartie gegen das Parasphenoid, wird dagegen mit seiner lateralen

Hälfte von der Schädelbasis (Capsula cochlearis) durch den Ursprung des M. tensor tympani abgedrängt (Textfig. 44). Weiter vorn legt sich das Pterygoid mit seiner Dorsalfläche gegen das Palatinum (medial) und die Ala temporalis (lateral) und springt mit seinem lateralen Rande über das Gebiet der letzteren lateralwärts vor. Die mediale Kante blickt ganz hinten gegen die Seitenwand des Ductus nasopharyngeus am Uebergang desselben in die Mundhöhle (Textfig. 44), davor springt sie ein wenig in den secundären Gaumen von lateral her vor. Die laterale, unter dem Seitenrand der Ala temporalis nach aussen vortretende Randpartie verbreitert den Boden des Cavum epiptericum. Ueber dem vordersten Theil dieser seitlichen Randpartie tritt der R. mandibularis des N. trigeminus lateral-ventralwärts. Eine bemerkenswerthe Veränderung gegenüber dem vorigen Stadium besteht endlich darin, dass sich jetzt die Paukenhöhle bedeutend vergrössert und von hinten her an der Seite des Pterygoids nach vorn ausgedehnt hat. Der mediale und der laterale Rand des Pterygoids verhalten sich in der vorderen und der hinteren Hälfte des Knochens verschieden: in der vorderen Hälfte ist der mediale Rand dünn und der laterale, der über die Ala temporalis hinaus lateralwärts vorragt, dick; in der hinteren Hälfte ist dagegen der laterale Rand dünn und der mediale, der gegen die Seitenwand des Ductus nasopharyngeus blickt, dick. Dem lateralen Rand liegen hinten das Tympanicum und das Goniale sehr nahe.

Tympanicum. Das Tympanicum ist an seinen beiden Enden weiter gewachsen, besonders an dem hinteren Ende des medial-ventralen Schenkels. So bildet es jetzt einen Dreiviertel-Ring, dessen Ebene schräg von dorsal-lateral nach ventral-medial gelagert ist, und an dem man jetzt drei Schenkel unterscheiden kann: einen vorderen, einen medial-ventralen und einen hinteren, ähnlich wie am ausgebildeten Anulus. Der vordere Schenkel beginnt frei vor der Abgangsstelle des Manubrium mallei vom Meckel'schen Knorpel und steigt von hier aus längs des Ventralumfanges des Meckel'schen Knorpels nach vorn und medial herab. Alsdann biegt er nach rückwärts in den medial-ventralen Schenkel um, der am ventral-lateralen Umfang der Paukenhöhle, unter der Einmündung des Tubenrohres hinweg caudalwärts zieht (Textfig. 44) und dann in den hinteren Schenkel umbiegt. Dieser endlich steigt in lateraler Richtung vor dem Cornu hyale des Zungenbeines auf und endet vor demselben frei. Die drei Schenkel des Anulus umziehen das Manubrium mallei vorn, medial-ventral und hinten. Das vordere Ende des medialen Schenkels und die vordere Ecke, an der derselbe in den vorderen Schenkel übergeht, liegen in enger Nachbarschaft des lateralen Pterygoidrandes (Taf. LXXV, Fig. 37).

Der Tubenkanal liegt, wie Textfig. 44 lehrt, zwischen dem Ventralschenkel des Tympanicums einerseits und dem M. tensor tympani und dem Pterygoid andererseits.

Goniale. Vom Goniale ist nur bemerkenswerth, dass die perichondrale Knochenlamelle, in die es mit seinem hinteren Ende übergeht, ausgedehnter geworden ist und sich auch weiter rückwärts, auf das verdickte Kopfende des Meckel'schen Knorpels fortsetzt. Dieser lässt unter ihr bereits stellenweise den Beginn der Zerstörung erkennen: sein Contour ist nicht mehr glatt, sondern stellenweise buchtig, angenagt. Die perichondrale Knochenauflagerung ist auch nicht mehr einfach eine compacte Lamelle, sondern hat sich in bekannter Weise durch unregelmässige Auflagerung neuer Knochensubstanz verdickt und umschliesst mit Bindegewebe (primordialem Mark) gefüllte Hohlräume zwischen den einzelnen Balken.

Mandibula. Verhält sich wesentlich wie auf Stadium 49, ist aber kräftiger geworden. Auffallend ist auf den ersten Blick, dass ihr hinterster Theil (Gegend der Angulus und das dicht davor gelegene Gebiet) medial-ventral gegen den Meckel'schen Knorpel verschoben erscheint: er liegt nicht dorso-lateral von dem letzteren, sondern dorso-medial von ihm (Textfig. 46), ja in einigen Schnitten zugleich so tief, dass der ventrale Rand des Knochens medial von dem Knorpel herabragt. Bei genauerem Zusehen ergiebt sich aber, dass es sich hierbei doch wohl nur um eine künstliche Verlagerung durch einen äusseren Druck auf den

Embryo handelt. — An der Stelle des dorsal-lateralen Randes der Mandibula, an der die gemeinsame Sehne des Caput medium und des Caput posterius des M. temporalis ansetzt, findet sich jetzt eine besondere kappenförmige Verdickung des den Knochen umgebenden zellreichen Gewebes: die Anlage des Processus coronoideus. Endlich ist noch der Veränderungen am vorderen Ende des Unterkiefers zu gedenken, die schon beim Meckel'schen Knorpel (Visceralskelet) geschildert wurden. Die frühere Synchondrose zwischen den beiderseitigen Meckel'schen Knorpeln ist selbst noch als breite Knorpelplatte vorhanden, diese dient aber jetzt ausschliesslich der Verbindung der beiden Mandibulae, die sich mit ihr innig vereinen (Textfig. 49). Die laterale Randpartie der Synchondrose auf jeder Seite ist zerstört und durch spongiösen Knochen ersetzt, und auch in dem ganzen Gebiet vor der Synchondrose sowie eine kurze Strecke weit hinter ihr hat die Mandibula den Meckel'schen Knorpel eng umwachsen; der letztere ist theilweise bereits zerstört und durch Knochen ersetzt. So bildet die mediane Bindegewebsverdichtung, die zwischen den vordersten Enden der Meckel'schen Knorpel aufgetreten war, jetzt ebenfalls eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Mandibulae, eine vor der Intermandibular-Synchondrose gelegene und nicht mit ihr zusammenhängende Intermandibular-Syndesmose. Die vordersten Enden beider Mandibulae springen ganz isolirt nach vorn vor (Textfig. 50, 52). In dem Gebiet seitlich von der Syndesmose liegen die beiden vorderen Foramina mandibularia (For. mand. ant. superius und inferius), während das mittlere (For. mand. medium) die laterale Wand des Knochens viel weiter hinten (entsprechend dem hinteren Theil der Synchondrose) durchbohrt.

Das Kiefergelenk und seine Componenten (Taf. LXXV, Fig. 37) haben sich wenig verändert. Der ventrale Rand des Squamosums ist zwar, wie schon geschildert, verbreitert und springt mit einem gesimsförmigen Fortsatz medialwärts vor, doch ist eine eigentliche Gelenkfläche an ihm nicht ausgebildet. Die ventralwärts blickende Fläche ist plan; berücksichtigt man aber nur das Verhalten des Knochens, so sieht man, dass das spongiöse Balkenwerk des letzteren an ihr frei ansteht, so dass nur durch den dicken Ueberzug mit periostalem Bindegewebe ein Abschluss der Räume jenes Balkenwerkes zu stande kommt und eine glatte Fläche hergestellt wird. Ganz ebenso ist es am proximalen Ende des Unterkiefers. Auch hier besitzt das spongiöse Knochenbalkenwerk keinen knöchernen oder knorpeligen Abschluss gegen die Oberfläche, ein solcher wird lediglich durch die dicke Periostkappe hergestellt, die das Unterkieferende umgiebt, und in die der M. pterygoideus externus ausstrahlt. Der Spaltraum der Kiefergelenkshöhle findet sich also auch jetzt noch zwischen Bindegewebslagern. Knorpel ist weder in der mandibularen noch in der squamosalen Periostschicht vorhanden.

Erwachsene Echidna.

Eine ausführliche Darstellung des Schädels der erwachsenen *Echidna* zu geben, ist nicht mehr meine Aufgabe; eine solche Darstellung, die einen wesentlichen Fortschritt in der Erkenntniss des Monotremenschädels bedeutet, findet sich zudem bereits in diesen Forschungsergebnissen: aus der Feder von Van Bemmelen. Wenn ich trotzdem auch noch auf den erwachsenen Schädel kurz eingehe, so geschieht es, wie in der Einleitung bemerkt, weil naturgemäss durch die entwickelungsgeschichtlichen Befunde vieles auch an jenem, als dem Endresultat der Entwickelung, erst voll verständlich wird. Allerdings gestattet das mir zur Verfügung stehende Material nur einen Einblick in die Entwickelung und die Configuration des Primordialcraniums und der Deckknochen, dagegen nicht in die der Ersatzknochen und in die endgültige Fertigstellung des Schädels, indessen ist es doch schon auf Grund der genannten Befunde möglich, zu zeigen, dass manche Verhältnisse am erwachsenen Schädel anders zu beurtheilen und zu deuten sind, als dies durch Van Bemmelen geschehen

ist. Das Material, das VAN BEMMELEN zur Verfügung stand, bildet zudem eine sehr erwünschte Ergänzung des von mir untersuchten, da sich darunter Schädel von Beuteljungen und vollentwickelten, aber jugendlicheren Exemplaren befanden, an denen die Ersatzknochen bereits vorhanden, aber die Grenzen der einzelnen knöchernen Stücke (Deck- wie Ersatzknochen) noch mehr oder minder deutlich erkennbar waren. Manches bleibt freilich auch so noch unklar und dem einstigen glücklichen Besitzer geeigneten Materials zur definitiven Feststellung überlassen.

Ein Punkt allgemeinerer Natur, in dem ich mit VAN BEMMELEN nicht übereinstimme, betrifft die Bewerthung sogenannter „Nahtspuren“ am erwachsenen Schädel. So sicher es ist, dass eine Naht, die verknöchert, eine Spur hinterlassen kann, so sicher ist es auch, dass nicht alles, was dem betrachtenden Blick als „Nahtspur“ erscheint, nun auch wirklich gleich in diesem Sinne gedeutet werden darf. Ich glaube, dass manche der „Nahtspuren“ VAN BEMMELEN's für die daran geknüpften Deutungen eine doch zu unsichere Grundlage abgeben.

Bei der nachfolgenden Betrachtung des Schädels lege ich die Darstellung von VAN BEMMELEN zu Grunde und kann angesichts derselben natürlich davon absehen, eine wirkliche Schilderung der thatsächlichen Verhältnisse zu geben. Auf letztere wird nur da etwas näher einzugehen sein, wo etwa eine Ergänzung der VAN BEMMELEN'schen Darstellung nöthig ist mit Rücksicht auf die Auffassung, die sich aus den entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen ergiebt. Auch auf die frühere Literatur gehe ich nur gelegentlich ein, da dieselbe durch VAN BEMMELEN schon eine sehr sorgfältige Behandlung erfahren hat. Für den Unterkiefer, die Gehörknöchelchen und das Hyobranchialskelet, die in der BEMMELEN'schen Arbeit nicht behandelt sind, gehe ich von den Darstellungen von LUBOSCH (1906), SCHULMAN (1906), DENKER (1901) und GÖPPERT (1901) aus; an einzelnen Regionen (Paukenhöhle, Nasenskelet) werden noch einige andere Specialarbeiten herbeizuziehen sein.

Occipitalia. Das Aussehen, das die Hinterhauptregion des erwachsenen Schädels darbietet, lässt sich ohne jede Schwierigkeit mit den Verhältnissen der gleichen Gegend meines Modelles in Einklang bringen. Das Basioccipitale geht aus der Verknöcherung der ganzen Basalplatte (nicht etwa bloss der Pars occipitalis derselben) hervor, wie sich das aus der Angabe VAN BEMMELEN's auf p. 773 ergiebt, nach der die Knochenleisten, die obenbar den Taeniae clino-orbitales entsprechen, auf das Vorderende des Basioccipitale auslaufen. Beachtenswerth und von mir in meiner früheren Arbeit gebührend gewürdigt ist der Umstand, dass die medialen Enden der Condyli occipitales von dem Basioccipitale aus verknöchern. Gegenüber den Beuteljungenstadien erscheint am erwachsenen Schädel die Incisura intercondyloidea sehr viel tiefer geworden; Grund dafür ist offenbar das stärkere Vorwachsen der Condylen in den späteren Stadien.

Auf der Grenze zwischen dem vorderen seitlichen Rande des Basioccipitale und dem „Basisphenoid“ jeder Seite constatirt VAN BEMMELEN bei jüngeren Exemplaren (mit erhaltenen Knochennähten) eine kleine Lücke des Schädelbodens, lateral und rückwärts vom Carotisloch und sagt darüber: „Wie die Vergleichung mit dem Beuteljungenschädel ergiebt, ist diese Lücke nichts weiter als eine unverknöcherte Stelle der Schädelwand. Dadurch erklärt sich auch ihr gänzliches Fehlen bei älteren Exemplaren von *Echidna* und *Proechidna*. Sie darf als Foramen lacerum anterius bezeichnet werden.“ Da der Knorpelschädel an der von VAN BEMMELEN angegebenen Stelle kein Foramen zeigt, so dürfte VAN BEMMELEN Recht haben mit der Auffassung, dass jene „Lücke“ nur eine unverknöcherte Stelle der Schädelbasis darstellt. Ist das aber der Fall, so darf sie allerdings nicht als Foramen lacerum anterius bezeichnet werden, da darunter eine wirkliche Oeffnung an der Basis cranii, die als solche auch am Knorpelschädel vorhanden ist, verstanden wird (s. Teil II: Allgemeine Bemerkungen über die Orbitotemporalregion).

Von den Pleurooccipitalia ist wenig zu sagen. Sie ersetzen die Seitentheile der Occipitalregion des Chondrocraniums bis herauf zu der Incisura occipitalis superior, d. h. dem Deckeneinschnitt, der zwischen diesen Theilen ebenfalls schon am Knorpelschädel, und zwar hier sogar in relativ noch grösserer

Ausdehnung, vorhanden ist. Vom Condylus fällt der unterste Theil dem Basioccipitale zu (s. oben). Ein wie grosser Bezirk der Supracapsularplatte zur Bildung des Pleurooccipitale verbraucht wird, ist mit Sicherheit nicht zu sagen; nach den Abbildungen VAN BEMMELEN's kann der etwa in Frage kommende Bezirk nicht sehr gross sein. Die bekannten Oeffnungen, die am macerirten Schädel manchmal vor den Condylen die Pleurooccipitalia durchsetzen (Fenestrae occipitales VAN BEMMELEN), sind am Knorpelschädel nicht vorhanden, und so hat VAN BEMMELEN wohl Recht mit der Deutung, dass sie spät verknöchernde Stellen der knorpeligen Schädelwand darstellen.

Das Supraoccipitale geht offenbar aus der Verknöcherung des Tectum posterius hervor, an dessen Hinterrand ja auf den SEMON'schen Serien schon die erste perichondrale Knochenlamelle zu constatiren war.

Ein Punkt, in dem ich mit VAN BEMMELEN nicht übereinstimmen kann, ist die Annahme eines Interparietale, das mit dem Supraoccipitale verschmolzen sein soll. VAN BEMMELEN giebt selbst an, dass er am fetalen *Echidna*-Schädel ein Interparietale nicht gefunden habe, und so ist das einzige Moment, das ihn zu jener Annahme veranlasst, eine Nahtspur an dem Supraoccipitale bei jüngeren Schädeln. Die von mir untersuchten Embryonen und Beuteljungen zeigen kein selbständiges Interparietale; die einzige Erscheinung, bei der man an ein solches denken könnte, ist die eine Strecke weit vorhandene Abtrennung eines medialen Randstreifens vom vorderen Theil des Parietale. Aber dieser Randstreifen liegt an ganz anderer Stelle als das Interparietale der viviparen Säuger. An der Stelle, wo bei *Echidna* das letztere zu erwarten wäre und wo VAN BEMMELEN es sucht, ist jedenfalls von ihm bisher keine sichere Spur nachgewiesen. Ob das noch einmal der Fall sein wird, bleibe dahingestellt; einstweilen ist mit einem Interparietale bei *Echidna* nicht zu rechnen, und sein Fehlen ist auch gar nicht so auffallend, wenn man bedenkt, dass bei *Echidna* das Cavum cranii im hinteren Abschnitt noch nicht sehr gross ist, wie sich schon aus der Lage des Tectum posterius an der Decke des Schädelcavums ergiebt. Bei den viviparen Säugern macht die starke Vergrösserung des Cavum cranii, die sich in der Umlagerung der Ohrkapseln und des Tectum posterius äussert, das Auftreten eines neuen Deckknochens (resp. das Selbständigwerden eines Theiles des Parietale) viel leichter verständlich.

Petrosum. Aus der Beschreibung, die VAN BEMMELEN von dem isolirten Petrosum der erwachsenen *Echidna* gegeben hat, geht bei einem Vergleich mit dem Chondrocranium hervor, dass der genannte Knochen durch Verknöcherung der Ohrkapsel, des grössten Theiles der Supracapsularplatte, des präcapsularen Streifens der Commissura orbitoparietalis und des obersten Endes des REICHERT'schen Knorpels entsteht. Aus der Ossification des grössten Theiles der Supracapsularplatte geht zweifellos, wie das dem Wesen der Sache nach auch VAN BEMMELEN schon ausgesprochen hat, die grosse Knochenplatte hervor, die sich an den eigentlichen Pyramidenabschnitt dorsal anschliesst und das Squamosum in der Oticalregion von der Begrenzung des Cavum cranii gänzlich ausschliesst. (Ob ein kleiner hinterer Bezirk der Supracapsularplatte von dem Pleuro-occipitale occupirt wird, ist, wie schon bei den Occipitalia bemerkt wurde, nicht ganz klar.) VAN BEMMELEN nennt die erwähnte grosse Knochenplatte Ala pterotica mastoidei, indem er von der Annahme ausgeht, dass bei *Echidna* ein selbständiges Mastoideum vorkommt. Meiner Ansicht nach genügt es, die fragliche Platte als Pars mastoidea des Petrosum zu bezeichnen, denn wenn auch ihre Lage, auf den Gesammtschädel bezogen, eine andere zu sein scheint als die der Pars mastoidea bei anderen Säugern, vorzüglich beim Menschen, so handelt es sich doch eben nur um eine verschiedene Lage, aber im Wesentlichen um die gleichen Dinge. Dass die Supracapsularplatte, aus deren Verknöcherung die Pars mastoidea des Petrosum hervorgeht, beim Menschen in der Hauptsache caudal von der Pars petrosa sich findet, während sie bei *Echidna* sich dorsal an dieselbe anschliesst, ist Folge der Umlagerung, die die ganze Ohrkapsel erlitten hat. *Echidna* zeigt noch den primitiveren Zustand, ausgezeichnet dadurch, dass die Längsaxe der ganzen Ohrkapsel schräg von oben-aussen nach unten-innen steht, demnach die Pars cochlearis sich im Wesentlichen ventral an die Pars vestibularis anschliesst; beim Menschen ist

dagegen der Umlagerungsprocess der Ohrkapsel, auf den ich schon wiederholt hingewiesen habe, zur höchsten Vollendung gediehen: die Längsaxe der Ohrkapsel hat sich gedreht, so dass sie nun horizontal liegt, und die Pars cochlearis ihre Lage vor und etwas medial von der Pars vestibularis hat. Im Anschluss daran muss natürlich auch eine Verlagerung der Supracapsularplatte erfolgt sein: diese schliesst sich jetzt in der Hauptsache dem caudalen Umfang der Ohrkapsel an, wie es sich z. B. schön in dem aus dem HERTWIG'schen Institut hervorgegangenen Modell vom menschlichen Primordialcranium zeigt. Der Umlagerung der Supracapsularplatte entspricht die des Tectum posterius, das bei *Echidna* noch ganz horizontal am Schädeldach liegt, beim Menschen nach rückwärts an die Basis und den caudalen Umfang des Craniums umgelegt ist.

Das Petrosum von *Echidna* wird somit am einfachsten in eine Pars pyramidalis und eine Pars mastoidea getheilt, wie das ja auch sonst für das Petrosum der Säuger gebräuchlich ist. Seine Besonderheit liegt aber darin, dass die Pars mastoidea sich dorsal an die Pars pyramidalis anschliesst, daher unter dem Squamosum liegt und dieses von dem Cavum cranii in dieser Gegend ausschliesst. Ein eigentlicher Processus mastoideus existirt bei *Echidna* nicht; was VAN BEMMELEN dafür hält, ist das hintere Ende der Crista parotica, wie sich noch zeigen wird.

Wie das Petrosum von *Echidna* verknöchert, wissen wir nicht; über Zahl und Lage der Knochenkerne ist schlechterdings nichts bekannt. Somit besteht auch keine Berechtigung, ein selbständiges Mastoideum anzunehmen. Wenn VAN BEMMELEN sagt: „Bei *Echidna* glaube ich Spuren einer Naht zwischen Pars mastoidea und Pars petrosa wahrgenommen zu haben; es scheint mir deshalb die Behauptung FICALBI's (1887), dass es überhaupt kein selbständiges Mastoideum gebe, in ihrer Allgemeinheit nicht zutreffend" — so möchte ich doch meinen, dass eine „Nahtspur", die noch nicht einmal sicher als solche erkannt werden kann, die Annahme eines selbständigen Mastoideums nicht weniger unbegründet erscheinen lässt, als sie es bisher war. Und selbst wenn die Ossification der Supracapsularplatte von einem selbständigen Knochenkern oder deren mehreren erfolgte, was berechtigte dazu, dieselben als Repräsentanten eines oder mehrerer einstmals selbständiger Stücke aufzufassen? Wo sind die Formen, bei denen sie wirklich selbständig sind?

VAN BEMMELEN's Deutung dieser Gegend enthält manche Irrthümer. So betrachtet VAN BEMMELEN die Supracapsularplatte als der Parietalplatte anderer Säuger entsprechend, was nur theilweise richtig ist (s. den zweiten Theil), und glaubt dem zufolge in dem hinteren Ende der Crista parotica einen Processus mastoideus sehen zu dürfen. Nur der vordere Theil der Supracapsularplatte von *Echidna* darf der „Parietalplatte" verglichen werden, die bei manchen Säugern als „Pteroticum" verknöchert; einen Proc. mastoideus besitzt *Echidna* nicht. (Die bisherige Literatur über die als Pars mastoidea gedeutete Knochenplatte von *Echidna* hat VAN BEMMELEN zusammengestellt; bezüglich des „Mastoids" der Säuger überhaupt siehe VAN KAMPEN.)

An der medialen Wand des Petrosums finden sich zwei Oeffnungen, die leicht als Porus acusticus internus und Eingang zum Canalis endolymphaticus erkannt werden (Textfig. 56). Die erstere liegt ventral und rostral von der letzteren. Im Grunde des Meatus acusticus internus befinden sich, den Schilderungen von DENKER und ALEXANDER entsprechend, vorn-oben der Eingang zum Canalis facialis, und darunter und dahinter mehrere Oeffnungen für die Aeste des Acusticus. ALEXANDER beschreibt eine Macula cribrosa superior (N. utriculo-ampullaris, für den Utriculus und die Ampullen des vorderen und äusseren Bogenganges), eine Macula cribrosa inferior (Nn. saccularis, ampullaris posterior, maculae neglectae ampullaris) und eine Area cribrosa anterior (Nerven für die Pars basilaris und die Lagena). Die Area cribrosa inferior dürfte dem For. acusticum medium, die Area cribrosa anterior dem For. acusticum inferius des Beuteljungenstadiums entsprechen. Dass die Macula cribrosa superior dem For. acusticum superius des Knorpelschädels entspricht, ist klar.

Durch den Porus acusticus internus gelingt es, eine dünne Borste bis in den Sulcus facialis (s. unten) zu führen. Das Gleiche gelang mir von einem Foramen aus, das vor dem Gebiet der Ohrkapsel hoch oben an der lateralen Wand der mittleren Schädelgrube gelegen ist. VAN BEMMELEN hat dasselbe nicht besonders beschrieben, aber in seiner Textfig. 6 B auf dem isolirten Petrosum abgebildet und als Foramen vasculosum internum (Vena capitis lateralis) bezeichnet. Es ist keine Frage, dass das Foramen der Eingang zu dem von HOCHSTETTER (1896) geschilderten Kanal ist, durch den die Fortsetzung des Sinus transversus als V. capitis lateralis in den Sulcus facialis eindringt, um hier auch beim erwachsenen Thier weiter nach hinten zu verlaufen. Wie die Befunde an Beuteljungen lehren, ist der Kanal der letzte enge Rest der früher so grossen Fenestra sphenoparietalis, die im Wesentlichen der Fenestra prootica niederer Vertebraten entspricht. Daher mag der Kanal Canalis prooticus heissen (Textfig. 56). Aus dem Umstand, dass VAN BEMMELEN den Kanal am isolirten Felsenbein darstellt, geht hervor, dass sich die Ossification des Petrosums etwas über das Gebiet der eigentlichen Ohrkapsel hinaus nach vorn ausdehnt, auf den präcapsulären Streifen der Commissura orbitoparietalis.

Eine besondere Beachtung erfordert noch die Ventralfläche des Petrosums mit der Paukenhöhle („Paukengrube") und ihrer Umgebung, Theile, die in ihrem thatsächlichen Verhalten bereits eine Schilderung durch ESCHWEILER (1899a und b), A. DENKER (1901), VAN BEMMELEN (1901) und VAN KAMPEN (1904) gefunden haben, und durch VAN KAMPEN wohl am richtigsten gedeutet worden sind. Bei einem Vergleich mit den Modellen ist die Deutung der meisten Theile nicht schwer.

Ohne weiteres erkennbar und allerseits richtig gedeutet ist die runde Fenestra vestibuli, die im lateral-hinteren Abschnitt des eigentlichen Cavum tympani liegt. In einiger Entfernung lateral von ihr findet sich eine schräg von vorn und medial nach hinten und lateral verlaufende Leiste, die mit einem scharfen caudal- und medialwärts gekehrten Rande abschliesst, und über der sich eine tiefe Rinne findet. Die Leiste ist, wie VAN KAMPEN richtig deutet, die Crista parotica s. facialis, die Rinne dorsal von ihr der für den Facialis und die V. capitis lateralis bestimmte Sulcus facialis. Letzterer führt vorn zu der versteckt liegenden Apertura tympanica canalis facialis (der Ausgangsöffnung des primären Facialiskanales), hinten zu dem Foramen stylomastoideum primitivum. Dass die Brücke, die dieses Foramen ventral begrenzt, aus der Verknöcherung des obersten Endes des REICHERT'schen Knorpels hervorgegangen ist, ergiebt sich ohne weiteres aus dem Vergleich mit den früheren Stadien, und damit bestätigt sich im Wesentlichen die von VAN KAMPEN ausgesprochene Deutung; ich kann aber auf Grund der früheren Stadien hinzufügen, dass auch die Knochenbrücke, die den medialer gelegenen Canalis craniotympanalis (DENKER) ventral abschliesst, noch dem oberen Abschnitt des REICHERT'schen Knorpels angehört. Ob er selbständig verknöcherte oder in Zusammenhang mit dem Petrosum, ist freilich unbekannt.

Zwischen dem For. stylomastoideum primitivum und dem Can. craniotympanalis ist die hyale Knochenspange mit dem Petrosum verwachsen; das Gleiche ist medial vom Can. craniotympanalis der Fall, und hier endet die Knochenspange mit einem niedrigen Höckerchen, das als Tuberculum hyale bezeichnet werden kann, und an das sich das obere Ende des freien Abschnittes des Cornu hyale ossis hyoidei anschliesst (s. auch Zungenbein). In der Tiefe des Canalis craniotympanalis mündet aus der Ohrkapselhöhle die Fenestra cochleae, die von ESCHWEILER zuerst am erwachsenen *Echidna*-Schädel aufgefunden wurde. Caudalwärts schliesst sich an den Canalis craniotympanalis eine in den Knochen des Petrosums eingegrabene Rinne an, die zum Foramen jugulare führt. Nach DENKER's Vorschlag ist der ganze Weg, von der Paukenhöhle bis in die Schädelhöhle, als Canalis cranio-tympanalis zu bezeichnen; meiner Ansicht nach aber wird dieser Name zweckmässiger nur dem aus der Paukenhöhle herausführenden

Kanal gegeben, da das Foramen jugulare doch eine selbständige Bildung für sich ist. Medial von dem Tuberculum hyale folgt eine kleine Grube und dann ein quer über die Ventralfläche des Felseinbeines hinwegziehender Knochenwall, der die Paukenhöhle caudal abschliesst. Bezogen auf den Knorpelschädel, entspricht er dem Ventralumfang des hintersten Theiles der Pars cochlearis capsulae auditivae, doch stellt er am knöchernen Schädel offenbar einen soliden Knochenwall dar, der somit erst bei der Ossification durch besonders starke Ablagerung von Knochensubstanz an der genannten Stelle entstehen kann. Ich vermuthe, dass er aus der Ossification des Gewebswulstes hervorgeht, der auf Stadium 51a an der Ventralfläche der Capsula cochlearis zu constatiren war (Textfig. 41).

Lateral von der Crista parotica findet sich der Recessus epitympanicus (in der Fassung des Begriffes, die Van Bemmelen und Van Kampen gebrauchen). Der grösste Theil seines Daches und seine laterale Wand werden von dem Squamosum gebildet, und bei diesem wird er daher noch einmal zur Sprache kommen müssen. Das Squamosum verdeckt die Crista parotica für die Betrachtung von lateral her und lässt nur ihren hintersten Theil, der in die hyale Knochenspange übergeht, frei. Derselbe bildet, wie bemerkt, den „Processus mastoideus“ Van Bemmelen's. — Das vordere Ende der Crista parotica stösst unter stumpfem Winkel mit einer Leiste zusammen, die schräg nach hinten und medial gerichtet ist und unter der Fenestra vestibuli ausläuft. Offenbar ist das die Crista infrafacialis, die vom Stadium 51a beschrieben wurde (p. 627). Nach dem Verhalten am erwachsenen Schädel zu urtheilen, ist auch die Bindegewebsbrücke, die am Beuteljungenschädel den freien Rand dieser Leiste mit der Crista parotica verband, verknöchert, und es ist dadurch bedingt, dass am ausgebildeten Schädel die Apertura tympanica can. facialis so versteckt liegt. Auch sonst muss der Verknöcherungsprocess noch manche Veränderung dieser Gegend bewirken. Wahrscheinlich schliesst er auch die Anfangsstücke des N. petrosus sup. maj. und des N. petrosus sup. min. in knöcherne Kanälchen ein. Zwei feine Foramina, die im vorderen Theil der Fossa tympanica vor der Crista infrafacialis liegen und sich in feine, gegen die Fissura petropterygoidea hin verlaufende Sulci fortsetzen, sind wahrscheinlich für die beiden genannten Nerven bestimmt. (Vom N. petrosus superficialis major ist dann anzunehmen, dass er von der Gegend der Fissura petropterygoidea aus, wo das Ganglion oticum liegt, rückwärts verläuft, um durch die Rinne zwischen dem Pterygoid und dem Knochenwall des Petrosums medialwärts an die laterale Wand des Ductus nasopharyngeus zu treten.) Ueber die Fissura petropterygoidea siehe p. 651.

Sphenoidale und Ethmoidale, knorpelige Nase. Van Bemmelen bemerkt, dass es ihm nicht gelungen sei, das Sphenoidale von dem Ethmoidale zu isolieren, oder auch nur die Grenze zwischen beiden Knochen festzustellen. Als Erklärung giebt er an: „Mit dem vorderen Theile dieses Knochens“ (des Sphenoids) „ist es“ (das Ethmoid) „besonders deshalb so unzertrennlich verwachsen, weil es bei seiner Ausbreitung in caudaler Richtung sich sozusagen in den vorderen Keilbeinkörper eingegraben und dabei die Wurzeln der Orbitalflügel nach hinten vorgewölbt und zu einem vertical aufgerichteten, caudalwärts convexen Wulst ausgedehnt hat, worunter die in die Orbita führenden Schädellöcher sich verstecken. In Folge dessen hat die Lamina cribrosa eine horizontale Lage bekommen, während die Sella turcica an Länge eingebüsst hat.“ Die Besonderheiten, die Van Bemmelen hier erwähnt, sind, wie wir gesehen haben, schon im Knorpelschädel deutlich ausgebildet; der verticale, caudalwärts convexe Wulst ist die von mir als Lamina infracribrosa bezeichnete Platte. Wie sie morphologisch aufzufassen ist, wird im zweiten Theil noch näher erörtert werden. Die Frage, von wie vielen und welchen Stellen die Ossification des spheno-ethmoidalen Complexes ausgeht, wie weit also die als typisch für die Säuger betrachteten Territorien, Basi-, Prä-, Ali-, Orbitosphenoid, und die ethmoidalen Ossificationen sich auch bei *Echidna* finden, und wie sie gegen einander abzugrenzen sind, harrt noch durchaus der Entscheidung an dazu geeignetem Material; hier kann es sich somit nur darum handeln, zu analysiren, aus

welchen Theilen des embryonalen Schädels die einzelnen Abschnitte des ganzen spheno-ethmoidalen Complexes hervorgegangen sind.

Diese Analyse ist nicht schwer. Der genannte Complex besteht in der Hauptsache aus einem sehr ausgedehnten Ersatzknochenantheil und dazu aus den beiden Parasphenoiden. Der Ersatzknochenantheil umfasst den grössten Theil des Knorpels der Orbitotemporalregion und das hintere Gebiet der Ethmoidalregion. Genauer gesagt, stellen sich die Dinge folgendermaassen.

Gebiete der Orbitotemporalregion.

Sella turcica. Der Theil des ausgebildeten Schädels, der auf den Namen hinterer Keilbeinkörper Anspruch hat, entspricht dem Balkenboden, d. h. der Basis cranii der Orbitotemporalregion; als hintere Grenze des in Betracht kommenden Gebietes ist eine Linie anzusehen, die hinter den Foramina carotica, aber noch vor den Wurzeln der Taeniae clino-orbitales quer von rechts nach links verläuft. (Denn nach VAN BEMMELEN liegen die Wurzeln der Clino-orbitalspangen schon auf dem Basioccipitale.) Ein Vergleich des erwachsenen Schädels mit dem Chondrocranium lehrt, dass hier noch Verschiebungen stattgefunden haben: während mein Modell die Carotislöcher dicht vor den hinteren Enden der Clino-orbitalspangen zeigt, sind sie auf der Abbildung des ausgebildeten Sphenoidale bei VAN BEMMELEN (Textfig. 5a, p. 773) durch einen grösseren Abstand von diesen getrennt. Dass VAN BEMMELEN die Oberfläche des Keilbeinkörpers als Clivus bezeichnet, ist wohl nur ein Lapsus calami; diese Oberfläche entspricht der Sella turcica und enthält ja auch die Hypophysis.

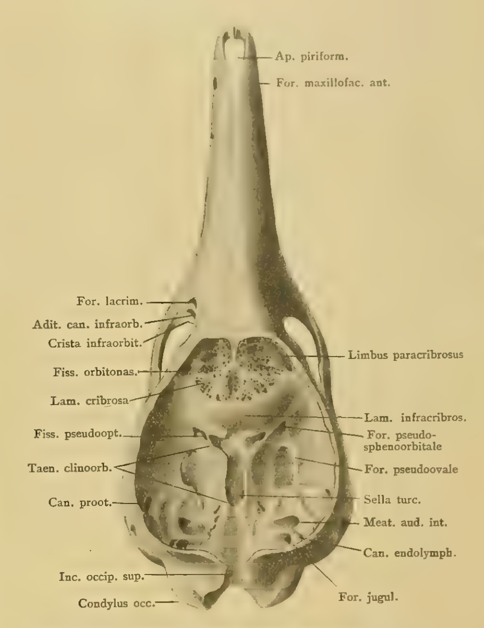


Fig. 56. Schädel einer erwachsenen *Echidna aculeata*, von oben eröffnet. Nat. Gr.

Taeniae clino-orbitales. Fissura pseudooptica. Die langgestreckte schmale Oberfläche des Keilbeinkörpers wird vertieft durch zwei Leisten, die sich auf ihren Seitenrändern hinziehen (Textfig. 56). VAN BEMMELEN giebt von diesen Gebilden folgende Schilderung (p. 773): „Die dorsale Fläche des Clivus trägt zwei längs verlaufende, caudalwärts convergirende Knochenleisten und wird dadurch zu einer dreieckigen, nach vorn offenen, untiefen Grube umgestaltet. Die Leisten werden dabei nach hinten niedriger, so dass sie auf dem Vorderende des Basioccipitale in zwei dicht neben einander gelegene niedrige Tuberkeln auslaufen, die das Dorsum ephippii vertreten. Ihre Vorderenden dagegen beugen sich seitswärts stärker aus einander und laufen in freie lamellöse Knochenplättchen aus: die Processus clinoidei medii." .. „Der Unterrand dieser Fortsätze bleibt von der Oberfläche des Sphenoidkörpers durch einen engen Schlitz getrennt, während ihr Vorderende die Hinterseite der Orbitalflügel entweder nicht oder wohl erreicht, und im letzteren Falle mit derselben verwächst. Doch können die Clinoidfortsätze auch sehr dürftig entwickelt sein, ja selbst gänzlich fehlen." Es ist keine Frage, dass wir in diesen beiden Leisten die Taeniae clino-orbitales vor uns haben, deren Erhaltenbleiben im erwachsenen Schädel mir früher (1902) unbekannt blieb, da mir damals ein aufgesägter *Echidna*-Schädel nicht zur Verfügung stand und es mir somit unmöglich war, mir

aus eigener Anschauung eine Vorstellung von den Verhältnissen an der Innenfläche der Schädelbasis zu machen. Durch einen Schädel des SEMON'schen Materials konnte ich diese Lücke in den früheren Untersuchungen ausfüllen und vermag somit bestimmt zu versichern, dass die oben erwähnten Leisten den Taeniae clino-orbitales entsprechen. Die gleiche Feststellung ist kürzlich auch schon von J. T. WILSON (1906) gemacht worden, der sie überdies durch Untersuchung zweier älterer Beuteljungenschädel controlliren konnte. WILSON stellt auch bereits die Thatsache fest, die bei einem Vergleich des erwachsenen Schädels mit dem Chondrocranium des jüngeren Beuteljungen leicht in die Augen springt: dass die Taenia in ihren hinteren drei Vierteln mit dem lateralen Rande des Keilbeinkörpers mehr oder weniger verschmilzt, und nur das vordere Viertel (Processus clinoideus medius VAN BEMMELEN's) die somit sehr eingeengte Fissura pseudo-optica überbrückt. Unvollkommene Verknöcherung des vordersten Abschnittes der Taenia lässt diesen als frei endigenden Fortsatz erscheinen. J. T. WILSON macht noch auf die Unregelmässigkeit der Knochenablagerung bei der Ossification der Taenia clino-orbitalis aufmerksam.

Ich möchte hier noch auf den Unterschied hinweisen, dass das vordere Ende der Taenia clino-orbitalis am Knorpelschädel in die Ala orbitalis, am erwachsenen knöchernen Schädel aber in die Lamina infracribrosa übergeht. Das dürfte in erster Linie eine Folge davon sein, dass die Lamina infracribrosa sich während der Beuteljungenstadien und später noch beträchtlich weiter nach der Seite und nach hinten vorwölbt. Vielleicht erfolgt aber auch eine beschränkte Verwachsung des vorderen Endes der Taenia mit der Lamina infracribrosa.

Auf die Schädelbasis der Orbitotemporalregion bezogen, liegt die Fissura pseudo-optica (Textfig. 56) in ihrer definitiven reducirten Ausdehnung an ähnlicher Stelle wie das Foramen opticum der übrigen Säuger; und die sie caudal-dorsal begrenzende Spange zeigt grosse Aehnlichkeit mit der Taenia metoptica der letzteren, der Umstand aber, dass die Fissur eben auch den Oculomotorius herausleitet und sich anfangs viel weiter nach hinten ausdehnt, rechtfertigt die verschiedenen Benennungen. Hierauf wird im zweiten Theil noch zurückzukommen sein. An dieser Stelle ist aber schon auf die ganz versteckte Lage der Fissura pseudo-optica im Inneren des Schädelraumes hinzuweisen, die wohl der Grund dafür ist, dass ihre weitgehende Uebereinstimmung mit dem Foramen opticum von den früheren Untersuchern nicht erkannt worden ist. Diese versteckte Lage ist eine Folge des Verhaltens des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube, der sich bei *Echidna* neben und ventral von der Fissur viel weiter nach vorn und nach der Seite ausdehnt, als das sonst bei Säugern gegenüber dem Foramen opticum der Fall ist. In letzter Instanz ist hierfür wohl die starke Entfaltung der Nasenhöhle in caudaler Richtung verantwortlich zu machen, durch die die Lamina infracribrosa zu einem in transversaler Richtung sehr ausgedehnten, gegen das Cavum cranii sich vorwölbenden Querwulst aufgeworfen wird, der durch die Raumbeengung, die er hervorruft, wohl das Gehirn zwingt, sich mehr lateralwärts auszudehnen. Dadurch wird dann die Fissura pseudooptica in das Innere der Schädelhöhle eingeschlossen, und die durch sie hindurchtretenden Nerven (N. opticus und N. oculomotorius) gelangen durch sie wieder in den Schädelraum, den sie dann erst durch das, unter dem erwähnten Querwulst gelegene, Foramen pseudo-sphenoorbitale definitiv verlassen. Hierüber wie über die mittlere Schädelgrube überhaupt siehe unten.

Ala temporalis und Parasphenoid. Der Verbleib der Ala temporalis im erwachsenen Schädel ist eine noch nicht genau zu beantwortende Frage. Aus der Darstellung, die VAN BEMMELEN vom isolirten Keilbein giebt, geht hervor, dass die Theile, die der genannte Forscher als Flügelfortsätze des Sphenoidale bezeichnet, die medialen, ventralwärts herabtretenden Abschnitte der Alae temporales nebst den mit ihnen verwachsenen Parasphenoiden sind; wo dagegen die lateralen Theile der Alae geblieben sind, die am Knorpelschädel als horizontale Fortsätze frei nach der Seite vortreten, ist nicht zu ersehen. Auch in Fig. 1 der Tafel XXXII von VAN BEMMELEN, die die Schädelbasis von innen zeigt, werden diese Theile vermisst.

Man erkennt in ihr gut den Boden der Sella turcica (Balkenboden), seitwärts begrenzt durch zwei Längsleisten (Taeniae clino-orbitales), und lateral von diesen die ventralwärts abgebogenen Knochenplatten, die die medialen Abschnitte der Alae temporales darstellen (bei VAN BEMMELEN noch als Basisphenoid bezeichnet). An den lateral-ventralen Rand dieser Knochenplatte auf jeder Seite schliessen sich aber unmittelbar das Palatinum und das Pterygoid an, deren dorsale Oberfläche somit in viel grösserer Ausdehnung in die Schädelhöhle blickt, als man das nach den Befunden an den Beuteljungenschädeln erwarten sollte. Zur Erklärung könnte man daran denken, dass die Schädelhöhle dieser Gegend im Laufe der weiteren Entwickelung noch eine beträchtliche Verbreiterung erfährt, und könnte annehmen, dass dabei die Ala temporalis im Wachsthum zurückbleibt, und nur die beiden Deckknochen am Boden des Cavum epiptericum in die Breite wachsen. Diese Annahme würde aber noch nicht alles erklären. Denn im Beuteljungenstadium dehnt sich die Ala temporalis lateralwärts bis vor den dritten Trigeminusast aus und verlängert sich hier nach vorn hin noch in einen kurzen Fortsatz, der sich in eine Rinne am Lateralrand des Palatinums einlegt (Textfig. 45). Man müsste danach erwarten, dass im erwachsenen Schädel wenigstens in der Gegend des Foramen pseudoovale die Ala temporalis sich so weit lateralwärts ausdehnte, dass sie den Vorderrand dieses Foramen bildete. Da das nach BEMMELEN's Figur aber nicht der Fall ist, der seitliche Rand des Sphenoidale hier vielmehr in grosser Entfernung medial von dem Foramen geradlinig von vorn nach hinten verläuft, so bleibt, die Richtigkeit dieser Darstellung vorausgesetzt, nur die Annahme übrig, dass der laterale Theil der Ala temporalis am erwachsenen Schädel thatsächlich fehlt. Das Nächstliegende ist natürlich, dass er zu Grunde gegangen ist. Doch wäre auch noch etwas anderes möglich: dass er nämlich im Knorpelzustand erhalten bleibt und somit nur bei der Maceration fortfällt. Als Grund für diese Vermuthung möchte ich anführen, dass auch im erwachsenen Schädel (Textfig. 57) der Seitenrand des Palatinums in seiner hinteren Hälfte an der Aussenseite einen flachen Sulcus zeigt, wie er auf Stadium 51a beschrieben wurde und dort den nach vorn gerichteten, schlank auslaufenden Processus anterior der Ala temporalis eingelagert enthält (Textfig. 45). Auf einem mir vorliegenden Schädel ist dieser Sulcus sogar (beiderseitig) aussen knöchern überbrückt, so dass ein kurzer Kanal zu Stande kommt. Der Vergleich mit den früheren Stadien legt den Gedanken nahe, dass dieser Sulcus resp. Kanal das vordere knorpelige Ende der Ala temporalis enthielt. Die Frage, wie sich dieses zu den umliegenden Knochen verhalten haben müsste, ist leicht beantwortet: es müsste durch den vordersten Theil das Foramen pseudoovale hindurchgetreten sein. Hier wäre am frischen Schädel nach ihm zu suchen. An den mir vorliegenden Schädeln sind in dem in Betracht kommenden Gebiet der mittleren Schädelgrube Knochennähte nicht mehr sichtbar, und so sind auch die Grenzen der Ala temporalis gegen das Pterygoid und das Palatinum nicht bestimmbar. Auch VAN BEMMELEN's Abbildung Fig. 1 auf Tafel XXXII giebt über den fraglichen Punkt keinen Aufschluss, dagegen zeigt der von VAN BEMMELEN abgebildete Beuteljungenschädel von 3,9 cm Länge (Taf. XXXI, Fig. 4) auch den äusseren Theil der Ala temporalis noch in Knorpelzustand erhalten. Das verleiht der oben angedeuteten Möglichkeit mehr Wahrscheinlichkeit. Etwas Sicheres vermag ich darüber aber nicht zu sagen; es wäre natürlich auch gut denkbar, dass der laterale Theil der Ala temporalis bei der Verknöcherung des Knorpelschädels doch noch zu Grunde ginge, trotzdem aber der Sulcus am Palatinum erhalten bliebe.

Die Antheilnahme des Palatinums und Pterygoids an der Bildung des Schädelhöhlenbodens hat schon VAN BEMMELEN (1901, p. 777) dadurch erklärt, „dass der Knorpelboden des Primordialcraniums, soweit er mit diesen Deckknochen in Berührung ist, resorbirt wird, statt zu verknöchern". VAN BEMMELEN fügt hinzu, dass er diesen Knorpelboden, soweit es sich um die Unterlage unter Pterygoid und Palatinum handle, beim Beuteljungen noch vollständig vorhanden fand. Gegen diese Auffassung hatte ich (1905a, p. 299) den Einwand erhoben, dass das Palatinum und Pterygoid schon dadurch zur Antheilnahme an der Bildung des Schädelhöhlenbodens gelangen, dass sie am Boden des Cavum epiptericum liegen, das secundär dem Cavum

cranii einverleibt wird. Das ist vollkommen richtig, und bei Schilderung der Beuteljungenstadien habe ich schon darauf hingewiesen, dass jene Antheilnahme der beiden Deckknochen an der Begrenzung des Cavum epiptericum auch schon zu constatiren ist, solange die Ala temporalis noch besteht — indem das Pterygoid unter dem Seitenrand der Ala lateralwärts vorspringt und das Palatinum vor der Ala die Bildung des Bodens jenes Raumes übernimmt. Der wiederholte Vergleich der Befunde beim Beuteljungen- und erwachsenen Schädel hat mich aber doch zu der Anschauung geführt, dass ein Theil der Ala temporalis bei dem letzteren thatsächlich in Wegfall gekommen ist, sei es dass er wirklich resorbirt wurde, sei es dass er nur durch die Maceration verloren ging. Damit schliesse ich mich bis zu einem gewissen Grade der Van Bemmelen'schen Auffassung an, indessen mit der Klausel, dass, selbst wenn die ganze Ala temporalis erhalten bliebe, das Pterygoid und das Palatinum immer noch Antheil an der Bildung des Schädelhöhlenbodens besitzen müssten, da auch in dem angenommenen Falle die Ala temporalis nicht gross genug wäre, um den Boden des Cavum epiptericum allein zu bilden. (In der früheren Arbeit von 1905 wurde die Beziehung des Pterygoids zur Ala temporalis etwas anders ausgedrückt, nämlich so, dass das Pterygoid den Boden des Cavum epiptericum hinter der Ala temporalis bilde. Diese verschiedene Ausdrucksweise beruht lediglich darauf, dass ich früher als Ala temporalis nur den äussersten, fortsatzartig verschmälerten Theil der Ala bezeichnete.)

Das Parasphenoid ist in dem Sphenoidale, wie es Van Bemmelen schildert, leicht wiederzuerkennen, und zwar bildet es hier, wie ich schon an anderer Stelle (1905 a) auseinandersetzte, den Theil des Van Bemmelen'schen „Processus pterygoideus", der sich auf das Palatinum stützt und die Seitenwand des Ductus nasopharyngeus bildet. Aus der Bemmelen'schen Figur 5 B (p. 773) ist auch leicht der vordere Theil des Knochens erkennbar, der unter der Lamina transversalis posterior des Ethmoidale nach vorn zieht. Am unzerlegten Schädel ist er an der medialen Wand der vorderen kanalartigen Fortsetzung des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube zu suchen, während das hintere Ende des Knochens in der Seitenbegrenzung der Choane über dem Pterygoid liegt. Sonst ist er aber weder von aussen noch von innen sichtbar. Offenbar ist er vollständig mit dem Sphenoidale verschmolzen, und damit dürfte es denn auch an dem letzteren selbst in isolirtem Zustande unmöglich sein, den kleinen Höcker, der an den knorpeligen Ala temporalis zu seiner Anlagerung bestand und wohl einen wirklichen Processus pterygoideus darstellt (Taf. LXIX, Fig. 7), wiederzuerkennen. Van Bemmelen findet, dass der „Processus pterygoideus" (seiner Nomenclatur!) schräg von innen nach aussen durchbohrt wird; — es ist wohl zweifellos, dass diese Durchbohrung der Canalis parabasalis (Canalis pterygoideus s. Vidianus) ist, der auf den früheren Stadien ja auch in dem Parasphenoid nachweisbar war. Somit wäre die Bemerkung Van Bemmelen's, dass der *Echidna* ein Canalis pterygoideus abgeht, wohl als unrichtig zu bezeichnen. (Siehe über den Canalis parabasalis die allgemeinen Bemerkungen über das Parasphenoid im zweiten Theil.)

Alisphenoid und Temporalflügelchen des Palatinums (Van Bemmelen). Seitentheil der mittleren Schädelgrube. Der Abschluss des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube in ihrer ventralen Hälfte kommt ausser durch Deckknochen (Palatinum, Pterygoid) noch zu Stande durch das „Alisphenoid" und das „Temporalflügelchen des Palatinums". Als Alisphenoid bezeichnet Van Bemmelen eine Knochenplatte, die zweifellos aus der Verknöcherung des Hauptheiles der Membrana spheno-obturatoria hervorgeht. Nach Van Bemmelen's Darstellung erfolgt die Ossification dieser Lamina spheno-obturatoria sehr spät. Eine auffallende Thatsache ist, dass nach Bemmelen's Angabe (Taf. XXXII, Fig. 1) zwischen der Platte und dem Petrosum ein grosser Abschnitt des Squamosums an der Begrenzung der mittleren Schädelgrube theilnehmen soll. Das könnte nur so erklärt werden, dass ein grösserer Abschnitt der Membrana spheno-obturatoria unverknöchert bleibt. Denn im Beuteljungenstadium lag das Squamosum aussen von der Membrana spheno-obturatoria (s. auch Theil II). — Dass auch die von Van Bemmelen als Temporalflügelchen des Palatinums beschriebene Knochenlamelle (Textfig. 4 B der Van Bemmelen'schen Arbeit) aus der Verknöcherung der Membrana spheno-obturatoria hervorgeht, kann wohl nicht fraglich sein. An dem noch mit Nähten versehenen Schädel fand Bemmelen dieses Temporalflügelchen vorn-oben an das

Orbitosphenoid, hinten-oben an das „Alisphenoid" stossen. VAN BEMMELEN bemerkt noch, dass das Temporalflügelchen am Beuteljungenschädel noch fehlt und dass es wahrscheinlich nichts mit dem Palatinum zu thun hat, sondern, wenn auch schon am jugendlichen Schädel innig mit diesem letzteren verwachsen, doch viel später entsteht und sich in derselben Weise anlegt wie die „Alisphenoidplatte", d. h. als Membranverknöcherung, durch die der Verschluss der „sphenotemporalen Lücke" zu Stande kommt. Ich glaube mich dieser Anschauung anschliessen zu müssen; der Vergleich des erwachsenen Schädels mit den SEMON'schen Serien ergiebt auch die Schlussfolgerung, dass die fragliche Knochenlamelle aus der Ossification des untersten Theiles der Membrana spheno-obturatoria hervorgeht, also eine dem Palatinum fremde Bildung darstellt. Bemerkenswerth ist ihre Verbindung mit dem Palatinum vor allem darum, weil der untere Rand der Membrana spheno-obturatoria im Beuteljungenstadium an den äusseren Theil der Ala temporalis ansetzte. Dieser Unterschied hängt offenbar damit zusammen, dass der genannte Theil der Ala temporalis nicht mit zum Aufbau des knöchernen Schädels verwendet wird (s. p. 649). Auf die Beziehungen der Lamina spheno-obturatoria und des „Schläfenflügels des Palatinums" zum aufsteigenden Theil der Ala temporalis der übrigen Säuger wird im zweiten Theil eingegangen werden.

Der Seitentheil der mittleren Schädelgrube, wie er sich am erwachsenen Schädel zeigt, geht nur in seinem dorsalen Bezirk aus einem Theil des Cavum cranii primordiale hervor, in seinem basalen Abschnitt dagegen stellt er das dem Schädel einverleibte Cavum epiptericum dar. An diesen basalen Abschnitt schliesst sich vorn ein enger Kanal an, der unter der Lamina infracribrosa rostralwärts führt und mit dem Foramen pseudo-spheno-orbitale in die Orbita mündet. Auch dieser Kanal war auf den Beuteljungenstadien schon gut erkennbar.

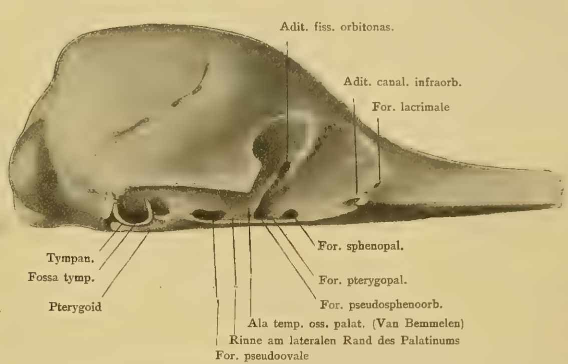


Fig. 57. Schädel einer erwachsenen *Echidna aculeata*. Von der Seite. Jochbogen fortgenommen. Nat. Gr.

Aus dem Seitentheil der mittleren Schädelgrube leiten vier Foramina heraus. Eines derselben, der Canalis prooticus, der schon beim Petrosum besprochen wurde, nimmt eine Sonderstellung ein, insofern als er aus dem dorsalen, primordialen Antheil der mittleren Schädelgrube herausführt (s. Petrosum). Die drei anderen sind dagegen Oeffnungen des früheren Cavum epiptericum. Zunächst kommen in Frage die zwei Oeffnungen, die die letzten Reste der früher weiten Communication des Cavum epiptericum mit der Orbitotemporalgrube darstellen. Nach vorn hin führt in die Orbita (zwischen dem Temporalflügelchen des Palatinums und der verknöcherten Nasenkapselseitenwand) das Foramen pseudo-spheno-orbitale als Mündung des vorderen engen Theiles der mittleren Schädelgrube, bestimmt für den Opticus, Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und die beiden ersten Trigeminusäste. Durch das „Temporalflügelchen des Palatinums" von ihm getrennt, leitet das Foramen pseudo-ovale den dritten Trigeminusast direct nach aussen. Dass an seiner Begrenzung im erwachsenen Schädel die Ala temporalis nicht theilnimmt, ist eine auffallende Thatsache, die schon oben (p. 649) behandelt wurde. Die letzte Oeffnung endlich, die noch zu erwähnen bleibt, ist die Fissura petropterygoidea (von VAN BEMMELEN nicht beschrieben), die hinter dem Foramen pseudo-ovale zwischen Petrosum und Pterygoid aus der mittleren

Schädelgrube in die Fossa tympanica führt. Sie ist auch ein Rest der früher weiten Vereinigung der beiden genannten Raumgebiete (s. auch Pterygoid).

Ala orbitalis und anschliessende Commissuren. Ueber das Schicksal der Ala orbitalis des Chondrocraniums sowie der anschliessenden Commissuren, der Commissura orbitoparietalis und der Commissura spheno-ethmoidalis, giebt die Darstellung des jugendlichen, noch mit Knochennähten versehenen *Echidna*-Schädels durch Van Bemmelen genügenden Aufschluss. Alle diese Theile verknöchern. In der Commissura orbitoparietalis erstreckt sich die Ossification sehr weit nach hinten und stösst dann durch Naht an den Vorderrand der Pars mastoidea des Petrosums an, die aus der Ossification der Supracapsularplatte hervorgeht. Die aus der Ossification der Commissura spheno-ethmoidalis entstandene Knochenbrücke geht nach Van Bemmelen ohne Grenze in das Dach der Nasenkapsel über. Die Radix anterior der Ala orbitalis setzt sich im verknöcherten Zustand homocontinuirlich in die Lamina infracribrosa fort; das Verhalten der Taenia clino-orbitalis wurde schon oben geschildert.

Die aus der Ossification der Ala orbitalis und ihrer Commissuren hervorgehende Knochenplatte nennt Van Bemmelen dorso-laterale Facies des äusseren Theiles des Orbitalflügels des Sphenoidale und stellt die Hypothese auf, dass dieselbe dem Postfrontale der Reptilien entspreche. Da das letztere jedoch ein ganz typischer Deckknochen ist, die Ossification der Ala orbitalis aber durchaus Ersatzknochencharakter besitzt, so ist diese Hypothese sicher als unrichtig zu bezeichnen.

Zum Orbitosphenoid oder Orbitalflügel des Keilbeines zählt Van Bemmelen dann noch zwei andere knöcherne Territorien: einen Abschnitt der ossificirten lateralen Nasenkapselwand („ventrale Facies des äusseren Theiles des Orbitalflügels") und die Lamina infracribrosa („innerer, mit der Hinterwand des Ethmoids verschmolzener Theil des Orbitalflügels"). Auf beide Theile wird gleich einzugehen sein.

Gebiete der Ethmoidalregion.

Lamina infracribrosa. Dass die quere, in den Schädelraum vorgewölbte Knochenplatte hinter der Lamina cribrosa (Textfig. 56) aus der Ossification der Lamina infracribrosa des Knorpelschädels hervorgegangen ist, ist ohne weiteres klar. Nur erscheint sie am erwachsenen Schädel noch viel mehr nach hinten und namentlich nach der Seite vorgewölbt, als das am Knorpelschädel der Fall war. Damit ist denn auch die Fissura pseudo-optica in eine viel verstecktere Lage gekommen. Wie die Verknöcherung der Platte erfolgte, darüber ist freilich nichts bekannt, und so kann auch nicht angegeben werden, ob sie dem Knochencomplex des Sphenoidale oder dem des Ethmoidale zuzuzählen ist. Wenn Van Bemmelen sagt, dass sie entstanden sei durch Verwachsung des medialen Abschnittes des Orbitosphenoids mit der Hinterwand des Ethmoids (l. c. p. 775; p. 788 heisst es, dass das Ethmoid sich in den vorderen Keilbeinkörper geradezu eingegraben habe), so ist damit, durch die Verwendung der Begriffe „Orbitosphenoid" und „Ethmoid", die doch die knöchernen Territorien bezeichnen, mehr gesagt, als sich verantworten lässt. Wir können nur sagen, dass diese Knochenplatte aus der Ossification einer einheitlichen Knorpelplatte hervorgeht, dass diese Knorpelplatte bereits als Bindegewebsplatte einheitlich auftritt, und dass sie, wie noch im zweiten Theil behandelt werden soll, mehr als Hinterwand der Nasenkapsel, wie als medialer Theil des Orbitalflügels erscheint, wenn auch nicht auszuschliessen ist, dass das Bildungsgewebe des letzteren in ihren Aufbau eingegangen ist. Ueber den Modus der Ossification ist aber, wie gesagt, nichts bekannt. Es ist möglich, dass die in ihr auftretenden Knochenkerne „orbitosphenoidalen" oder „präsphenoidalen" Kernen der übrigen Säuger entsprechen; für nicht minder möglich aber halte ich es, dass dieselben mit denen zu vergleichen sind, die bei anderen Säugern die Ossicula Bertini (Conchae sphenoidales) bilden, also die gewöhnlich schon zum ethmoidalen Complex gezählten Ossificationen der hinteren Nasenkuppeln. Darüber lässt sich eben einstweilen nichts Sicheres aussagen.

Lamina transversalis posterior. Auch diese Platte ist am erwachsenen *Echidna*-Schädel vollständig verknöchert vorhanden und besitzt sogar eine erheblich grössere Ausdehnung in sagittaler Richtung, als das auf meinem Modell des Knorpelschädels der Fall ist. Sie ist also von diesem Stadium an noch sehr beträchtlich gewachsen. Van Bemmelen giebt einen sehr schönen Paramedianschnitt des erwachsenen *Echidna*-Schädels, auf dem das Verhalten der Knochenplatte bei diesem vortrefflich zu sehen ist (Van Bemmelen, Taf. XXXII, Fig. 2). Sie schliesst sich homocontinuirlich knöchern an den hinteren Keilbeinkörper an und erstreckt sich in gleicher Flucht mit der ventralen Fläche desselben nach vorn. Wie ihre Verknöcherung erfolgte, ist unbekannt; Van Bemmelen's Bemerkung (p. 774): „Man darf wohl annehmen, dass in dieser einheitlichen Platte sowohl der vordere Theil des Präsphenoids als die Bodenplatte des Ethmoids enthalten sind", giebt nur eine Möglichkeit an; daneben bestehen noch zwei andere: genetische Zugehörigkeit der Knochenplatte nur zu sphenoidalen oder nur zu ethmoidalen Ossificationsterritorien. Nach Analogie mit den Verhältnissen bei anderen Säugern möchte man die letztere Alternative für die wahrscheinlichste halten; doch lässt sich, wie bemerkt, noch gar nichts Bestimmtes darüber sagen.

Sonstige Verknöcherungen der Nasenkapsel. Aus Van Bemmelen's Darstellung ist die Ausdehnung, in welcher das Knorpelskelet der Nasenkapsel verknöchert, nicht genau zu entnehmen. Zwei Mittheilungen von Broom (1895a und b) ergänzen die Bemmelen'sche Schilderung, indem sie zeigen, dass die Grenze zwischen dem verknöchernden hinteren und dem, wie bei allen Säugern knorpelig bleibenden, vorderen Abschnitt hinter dem Gebiet der Gaumenplatte liegt; genauer angeben lässt sich diese Grenze danach freilich auch nicht. Ich komme auf die Angaben von Broom noch zurück.

Die Ossification im hinteren Gebiet erstreckt sich auf alle Theile, d. h. also, ausser auf die Lamina infracribrosa und die Lamina transversalis posterior, auf die Lamina cribrosa, den davor folgenden Abschnitt des Tectum nasi, die Seitenwand incl. der Ethmoturbinalia, des Naso- und Maxilloturbinale, endlich das Septum.

Sehr reich entwickelt und gut verknöchert zeigt sich am erwachsenen Schädel das Balkenwerk der Lamina cribrosa, das auch beide Seiten der Crista galli bedeckt — ein Verhalten, das schon auf dem vorigen Stadium (51a) sich anbahnte. In der schmalen, knöchernen Randleiste, die die Lamina lateral begrenzt, ist leicht die umgebogene obere Randpartie (Limbus paracribrosus) der Seitenwand der Nasenkapsel wiederzuerkennen (Textfig. 56). Die Commissura spheno-ethmoidalis, sowie die Partie des Tectum nasi, die den vorderen Theil des Recessus supracribrosus deckt, sind verknöchert erhalten; die letztgenannte Dachpartie nennt Van Bemmelen Ala laminae perpendicularis. Leicht erkennbar und auch von Van Bemmelen ganz richtig beschrieben und gedeutet sind auch die Fissura orbitonasalis (Fenestra spheno-ethmoidalis, Van Bemmelen), sowie das Foramen epiphaniale (von Van Bemmelen nicht bezeichnet). Beide werden durch einen über die Randleiste hinwegziehenden Sulcus unter einander verbunden.

Bezüglich der Ossification der Seitenwand lässt sich der Van Bemmelen'schen Darstellung eine erwähnenswerthe Thatsache entnehmen. Ein Vergleich von Van Bemmelen's Fig. 2 auf Taf. XXXI (von einem jungen *Echidna*-Schädel) mit meinem Modell des Knorpelcraniums lässt keinen Zweifel daran, dass der hinterste Abschnitt der lateralen Nasenkapselwand, der ventral von der Radix anterior der eigentlichen Ala orbitalis liegt, nach seiner Ossification den Knochentheil bildet, den Van Bemmelen als ventrale Facies des äusseren Theiles des Orbitalflügels des Keilbeines oder des Orbitosphenoids bezeichnet. Das fragliche Knochengebiet ist auf der genannten Figur durch eine Naht von dem davor gelegenen ebenfalls ossificirten Abschnitt der Seitenwand getrennt, der somit als Ethmoidalverknöcherung aufzufassen ist und auch von Van Bemmelen so betrachtet wird. Genau auf der Grenze beider Abschnitte zieht (nach der genannten

Figur VAN BEMMELEN's) der Sulcus in die Höhe, der den R. ophthalmicus N. trigemini von dem Foramen pseudospheno-orbitale aus zur Fissura orbitonasalis leitet (s. Textfig. 57). (An einem mir vorliegenden Schädel ist dieser Sulcus beiderseits in seinem untersten Abschnitt knöchern zu einem Kanal überbrückt.) Auf der Figur VAN BEMMELEN's hängt der besprochene „sphenoidale" Abschnitt der Nasenkapselseitenwand homocontinuirlich knöchern mit der ossificirten eigentlichen Ala orbitalis zusammen, doch bemerkt VAN BEMMELEN, dass er am Uebergang beider in einander stets eine Anzahl Grübchen und Linien in der Knochensubstanz gefunden habe, die den Eindruck einer obliterirten Naht hervorriefen. Das war für ihn auch der Grund, die Ossification der Ala orbitalis mit dem Postfrontale der Reptilien zu vergleichen. Dieser Vergleich ist nun freilich unmöglich, dass aber die Ala orbitalis und der hintere Theil der Nasenkapselseitenwand selbständig ossificirten, wäre allerdings sehr denkbar. Die obere Ossification (d. h. die der Ala orbitalis) würde zur Kategorie der orbitosphenoidalen gehören, wie sie auch sonst bei Säugern in der Ala orbitalis auftreten; ob die untere ihr selbständiges Homologon bei anderen Säugern besitzt, bliebe noch genauer festzustellen. Es könnte sich um eine präsphenoidale Ossification, vielleicht aber auch um einen Abschnitt des Territoriums handeln, das bei anderen Säugern als Ossiculum Bertini bekannt ist.

Dass ein hinterster Abschnitt des Nasenseptums von einem als „präsphenoidal" zu bezeichnenden Centrum verknöchert, ist wohl anzunehmen, aber auch nicht direct beobachtet. Ueberhaupt ist bezüglich der Ossificationen des Septums, wie auch der Decke nichts bekannt.

Was die Muschelbildungen der erwachsenen *Echidna* anlangt, so sind dieselben durch ZUCKERKANDL, PAULLI und VAN BEMMELEN in Wort und Bild dargestellt worden, und diese Darstellungen ergeben, dass von dem Beuteljungenstadium 51a an bis zum erwachsenen Zustand noch eine starke Vermehrung der Ethmoturbinalia stattgefunden hat. Offenbar sind die drei auf dem genannten Beuteljungenstadium vorhandenen Ethmoturbinalia in den drei ersten Endoturbinalia des erwachsenen Thieres wiederzuerkennen; die vier folgenden Endoturbinalia sowie sämmtliche Ectoturbinalia des letzteren sind somit nachträglich hinzugekommen. In einem der letzten Ectoturbinalia ist wohl die Leiste zu sehen, die auf den ältesten Beuteljungenstadien an der Caudalwand der Nasenkapsel aufgetreten war; welches Ectoturbinale dafür anzusprechen ist, vermag ich allerdings nicht zu entscheiden. Das Nasoturbinale, wie es in Stadium 51a beschrieben wurde, scheint der „lateralen Lamelle" des ausgebildeten Nasoturbinale, der VAN BEMMELEN'schen Schilderung zufolge, zu entsprechen. Auffallend ist mir allerdings, dass alle Autoren das Nasoturbinale der erwachsenen *Echidna* von der Decke herabhängen lassen, während die in Betracht kommende Knorpelleiste des Beuteljungen 51a der Seitenwand ansitzt. Wie das zu verstehen ist, bleibt vor der Hand unaufgeklärt. Vom Maxilloturbinale der erwachsenen *Echidna* beschreibt VAN BEMMELEN einen „verästigten" Bau, während ZUCKERKANDL (1887) es zu den doppeltgewundenen stellte. Dabei gab und giebt ZUCKERKANDL (1902) das Vorhandensein einiger weniger Furchen auf der Muscheloberfläche ausdrücklich an, möchte aber die Bezeichnung „verästigt" nicht anwenden, sondern dieselbe für die Fälle reicherer Verästelung reservirt wissen. Aus dem Verhalten der knorpeligen Muschel auf Stadium 51a konnte bezüglich der weiteren Ausbildung nichts Sicheres entnommen werden. Das Maxilloturbinale scheint auch im erwachsenen Schädel mit der verknöcherten lateralen Nasenkapselwand zusammenzuhängen; — ob es selbständig verknöchert?

In der VAN BEMMELEN'schen Darstellung des spheno-ethmoidalen Skeletcomplexes kommt die so nöthige Unterscheidung zwischen rein topographisch-formaler und territorialer Betrachtung nicht genügend zu ihrem Rechte. Man muss sich aber vergegenwärtigen, dass diese beiden ganz verschiedenen Betrachtungsweisen hier am Schädel genau so auseinanderzuhalten sind, wie etwa in der Geographie die „physikalische" und „politische" Betrachtung. Erstere behandelt die gegebenen Formverhältnisse eines Gebietes, letztere die davon unabhängige Gebietsvertheilung. Die Ersatzknochen, die sich in die gegebene Grundlage

des Knorpelschädels theilen, entsprechen den Staaten; ihre Ausdehnung und ihre Abgrenzung gegen einander reguliren sich manchmal, aber durchaus nicht immer, nach den gegebenen Formverhältnissen eines Gebietes; in den meisten Fällen sind wir noch nicht im Stande, die Momente anzugeben, nach denen diese Regulation erfolgt. Auch die Nomenclatur hat den beiden Betrachtungsweisen gerecht zu werden. So wird man z. B. zweckmässiger Weise „Orbitalflügel" und „Orbitosphenoid" auseinanderhalten: „Orbitalflügel" ist ein topographisch und formal charakterisirter Abschnitt des Schädels, der auch schon am Knorpelschädel unterscheidbar ist, „Orbitosphenoid" der Knochen, der diesen Abschnitt occupirt, aber einerseits Theile von ihm frei lassen, andererseits sich von ihm aus auch auf andere Gebiete ausdehnen kann. Bei *Echidna* sind wir vielfach genöthigt, uns vorläufig auf eine rein formale Analyse zu beschränken, da für die Entscheidung der Frage nach den Grenzen der Ossificationsterritorien das Material noch nicht ausreicht. Dann ist aber auch in der Verwendung der Namen dieser Territorien Vorsicht geboten. — Dass übrigens auch in den Darstellungen dieser Gegend bei anderen Säugern eine grosse Unklarheit herrscht, sei nur nebenbei erwähnt. Nach so vielen Arbeiten, die sich mit der Nasenhöhle der erwachsenen Säuger und ihrer knöchernen Umwandung beschäftigen, wäre es dringend an der Zeit, nun auch einmal die Entwickelung des Skeletes vom Knorpelstadium an zu verfolgen, nicht bloss an Schnitten, sondern mit Reconstructionen, und unter Verwendung einer Nomenclatur, die nicht schon von einem Keilbein oder Siebbein spricht auf Stadien, wo noch gar keine Knochen vorhanden sind.

Knorpelige Nase. Wie schon oben erwähnt, liegt bisher keine genaue Angabe darüber vor, in wie grosser Ausdehnung die Decke, Seiten- und Scheidewand der Nasenkapsel verknöchern, und wie viel davon knorpelig bleibt. Nur ungefähr lässt sich darüber aus Angaben von Broom (1895a und b) ein Anhalt gewinnen. Danach wird auch am erwachsenen Thier noch in knorpeligem Zustand gefunden der ganze vordere Theil der Nasenkapsel, jedenfalls noch mit Einschluss der Paraseptalknorpel und der knorpeligen Gaumenplatte. Beide Theile (nebst der „Muschel" innerhalb des Paraseptalknorpels) finden bei Broom Erwähnung, ebenso das Atrioturbinale (alinasal turbinal) und der Fortsatz auf der Wurzel des Processus alaris superior, das Septum, die Decke, Seitenwand und vordere Kuppel. Eine körperliche Vorstellung von dem knorpeligen Nasenskelet würde man allerdings aus Broom's Schnittbeschreibung nicht gewinnen können. Erwähnenswerth ist die Angabe, dass im Alter der „prenasal cartilage" theils ossificirt, theils in Faserknorpel verwandelt wird (1895a, p. 559). Das Gebiet, das Broom als „prenasal" bezeichnet, ist, soweit sich aus der Darstellung entnehmen lässt, die Lamina transversalis anterior nebst ihrer Crista marginalis und nebst dem Theil des Septums, der ventral von der Fenestra septi liegt.

Dass zu der Bezeichnung dieser Theile als „prenasal" keine Berechtigung vorliegt, braucht wohl nicht besonders betont zu werden. Broom ist aber überhaupt über den Zusammenhang der von ihm geschilderten Theile wohl nicht ganz klar geworden; sein „Medianschnitt" (1895a, Fig. 2) giebt eine ganz falsche Vorstellung, da er im vordersten Theil von der Mittellinie abweicht und neben dem Septum durch den Kuppelknorpel mit dem Processus alaris superior hindurchgeht.

Parietale. Das ausgebildete Parietale ist ein durchweg einheitlicher Knochen; es ist also die Verschmelzung der beiden paarigen Stücke, die schon auf Stadium 51a im hinteren Gebiet erfolgt war, rostralwärts vorgeschritten. In welcher Weise das geschah, ist unbekannt. Van Bemmelen giebt an, die Sagittalnaht an dem Beuteljungenschädel aufgefunden zu haben, wohingegen ich auch auf Stadium 51a, wo die vorderen Abschnitte der Parietalia noch weit von einander getrennt waren, in dem hinteren bereits einheitlichen Theil keine Andeutung einer Naht fand. In den Beziehungen des Parietale zu anderen Knochen zeigt der erwachsene Schädel principiell die gleichen Verhältnisse wie der des Beuteljungen.

Frontale. Das fertige Frontale, wie es Van Bemmelen an dem erwachsenen, aber noch mit erkennbaren Nähten versehenen Schädel schildert, zeigt gegenüber dem des Stadiums 51a vor allem eine weitere Vervollständigung der Sutura frontalis und Vergrösserung der Pars orbitalis. Die Sutura frontalis verbindet als schmale, mediane Naht die beiderseitigen Squamae frontales, soweit dieselben frei zu Tage liegen. Dass dieser frei liegende Abschnitt nicht die Squama in ihrer ganzen Länge darstellt, dass dieselbe

vielmehr vorn vom Nasale und hinten vom Parietale in beträchtlicher Ausdehnung überlagert wird, hat schon VAN BEMMELEN hervorgehoben. Die Pars orbitalis reicht, wie VAN BEMMELEN's Abbildung (Taf. XXXI, Fig. 2) zeigt, an der medialen Wand der Orbita weit nach abwärts und verbindet sich durch ihren ventralen Rand mit der Pars perpendicularis des Gaumenbeines. Dass ihr vorderer Rand unter dem Processus frontalis des Maxillare versteckt liegt, wird von VAN BEMMELEN nicht besonders erwähnt, ist aber nach den früheren Stadien mit Sicherheit anzunehmen. Die Antheilnahme des Frontale an der medialen Begrenzung des Foramen lacrimale, die schon auf Stadium 51 a erkennbar war, geht aus VAN BEMMELEN's Abbildung ohne weiteres hervor. Der hintere Rand der Pars orbitalis des Frontale verbindet sich mit den Ersatzknochen, die an Stelle der Ala orbitalis und der Nasenkapselseitenwand treten; VAN BEMMELEN's Darstellung erwähnt auch die Thatsache, dass der an der Seitenwand der Nasenkapsel aufsteigende N. ophthalmicus unter die Pars orbitalis des Frontale tritt und so in den Kanal gelangt, der ihn in die Schädelhöhle leitet. Das erklärt sich leicht: schon auf Stadium 51 a wurde die Fissura orbitonasalis bis auf ihre hinterste, den N. ethmoidalis durchlassende Ecke durch das Frontale geschlossen.

Squamosum. In der Darstellung, die VAN BEMMELEN von dem Squamosum der erwachsenen *Echidna* giebt, ist ein Punkt, über den mir eine Aufklärung auf Grund eines grösseren Materials sehr wünschenswerth erscheint: die Betheiligung des Squamosums an der Bildung der Begrenzungswand des Cavum cranii. VAN BEMMELEN spricht von einer solchen Betheiligung und bezeichnet auf Fig. 1 der Tafel XXXII, die die Schädelhöhlenwand von innen darstellt, einen grösseren Bezirk der letzteren als Squamosum. Das fragliche Feld liegt auf der Abbildung zwischen dem Petrosum (hinten), dem „Alisphenoid", d. h. der von mir Lamina spheno-obturatoria genannten Knochenplatte (vorn) und dem Pterygoid (ventral-medial); wie es dorsal begrenzt wird, geht aus der Figur nicht hervor, doch muss man wohl annehmen, dass es an die verknöcherte Commissura orbitoparietalis anstösst. Vergleicht man einen *Echidna*-Schädel mit der BEMMELEN-schen Figur und sucht sich das fragliche, dem Squamosum zugezählte Feld an der Aussenfläche des Schädels auf, so zeigt sich, dass es sich nur um einen Theil des horizontalen Fortsatzes des Squamosums handeln kann, der an der Schädelbasis liegt und die Gelenkfläche für den Unterkiefer trägt. Denn die verticale Squamosumplatte liegt ja aussen von dem M. temporalis (dem Temporalkanal) und wird durch diesen von der Schädelseitenwand abgetrennt, und auch der laterale Theil jenes horizontalen Fortsatzes wird durch den Temporalis von der Begrenzung des Schädelcavums ausgeschlossen. Demnach könnte erst medial von dem Canalis temporalis der Horizontaltheil des Squamosums an der Begrenzung des Schädelcavums theilnehmen. Ob das aber wirklich der Fall ist, erscheint mir fraglich. Zunächst besitzt jener Horizontaltheil des Squamosums, wie aus VAN BEMMELEN's eigener Fig. 1 auf Taf. XXXI hervorgeht, eine nur geringe Breite und könnte sich somit nur höchstens mit einem schmalen Gebiet, nicht aber mit einem so ausgedehnten Feld, wie VAN BEMMELEN's Fig. 1 auf Taf. XXXII es zeigt, an der Bildung des Schädelbodens betheiligen. Dann aber ist mir auch aus den Befunden an den Beuteljungenstadien eine Betheiligung des Squamosums an der Bildung der Schädelseitenwand zweifelhaft. Die einzige Möglichkeit wäre ja offenbar die, dass der Knochen ventral von der Commissura orbitoparietalis in einem kleinen Bezirk den seitlichen Abschluss des Cavum epiptericum bildete. Nun zeigt sich aber auf den Beuteljungenstadien als seitlicher Abschluss dieses Raumes, wie geschildert wurde, überall die eigenthümliche, etwas verdichtete faserige Gewebsmasse, die ich in ihrer Gesammtheit als Membrana spheno-obturatoria bezeichnet habe (Textfig. 44). Die späteren Schicksale dieser Membran sind allerdings noch nicht genau verfolgt worden, aber von einem grossen Theil von ihr ist es doch ganz sicher, dass er verknöchert, und es ist somit a priori die Vermuthung naheliegend, dass das Gleiche für die ganze Membran gilt, um so mehr, als bei *Ornithorhynchus* die Ossification des „Alisphenoid" thatsächlich nach hinten bis zum Petrosum, d. h. bis zur Ohrkapsel, sich ausdehnt (vergl. Fig. 4 auf Taf. XXXII bei

Van Bemmelen). So liegt es doch sehr nahe, zu glauben, dass sich bei *Echidna* die Dinge entsprechend verhalten, und dass hier das Squamosum, das sich viel weiter nach vorn hin ausdehnt, nur von aussen sich an die eigentliche Schädelseitenwand anlegt und mit dieser untrennbar verschmilzt, soweit es nicht auch hier durch den Temporalkanal davon getrennt wird. Sollte wirklich bei *Echidna* an einer Stelle das Squamosum zur directen Begrenzung des Cavum epiptericum und damit der Schädelhöhle gelangen, so wäre das nur möglich unter der Voraussetzung, dass ein Theil der Membrana spheno-obturatoria unverknöchert bleibt und in reducirtem Zustand sich der Innenfläche des Squamosums anlegt. Dass dieser Bezirk keine sehr grosse Ausdehnung besitzen könnte, geht aus dem oben Gesagten hervor.

Angesichts der bestimmten Angabe Van Bemmelen's über die Betheiligung des Squamosums an der Begrenzung des Schädelraumes kann ich natürlich höchstens auf die Möglichkeit hinweisen, dass doch vielleicht ein Irrthum untergelaufen ist, dass das Feld, das Van Bemmelen in Fig. 1 auf Taf. XXXII dem Squamosum zuweist, vielleicht doch auch aus der Verknöcherung der Membrana spheno-obturatoria hervorgeht, und dass ihm das Squamosum nur aussen anliegt, freilich im ausgebildeten Schädel so fest mit ihm verwachsen, dass eine Ablösung nicht mehr möglich ist.

Auch das Verhalten des hintersten Theiles des Squamosums, der sich an der Begrenzung der Paukenhöhle oder Paukengrube betheiligt, fasse ich etwas anders auf als Van Bemmelen. Wie schon oben beim Petrosum erwähnt wurde, liegt lateral von der Crista facialis der Raum, den Van Bemmelen und Van Kampen Recessus epitympanicus nennen. Welchen Antheil das Squamosum an der Begrenzung dieses Raumes besitzt, geht aus Van Bemmelen's Darstellung nicht deutlich hervor; es scheint mir aber, dass Bemmelen hier das Gebiet des Squamosums für beschränkter hält, als es der Wirklichkeit entspricht. Auch bei alten Schädeln finde ich am Dache des Recessus epitympanicus eine schräg nach lateral-hinten verlaufende Naht, die wohl nichts anderes sein kann als die mediale Grenze des Squamosums. Das würde aber heissen, dass das Squamosum den grössten Theil des Daches und die ganze laterale Wand des Recessus epitympanicus, die mit scharfem Ventralrand aufhört, bildet, und dass an der Herstellung dieser Theile das Petrosum keinen Antheil hat. Die Befunde an den älteren Beuteljungen lassen sich mit dieser Auffassung in Einklang bringen, denn auch hier liess sich schon beobachten (vergl. Textfig. 43), wie das Squamosum von der Seitenfläche der Crista parotica aus selbständig nach abwärts wächst, so dass an der Unterfläche der Crista und medial von dem Knochen ein Raum zu Stande kommt — eben der Recessus epitympanicus oder doch seine laterale Partie. Nur der mediale Theil des Recessusdaches wäre danach durch die Crista parotica, d. h. das Petrosum gebildet.

Der hinterste Theil der Crista parotica tritt, wie schon bemerkt, auch am ausgebildeten Schädel hinter dem Squamosum frei zu Tage.

Endlich erwähne ich als Besonderheit, die der erwachsene Knochen gegenüber dem auf Stadium 51 a zeigt, noch die Glätte der Gelenkfläche für den Unterkiefer. Früher erstreckte sich das spongiöse Balkenwerk des Knochens bis zu dieser Fläche und hörte hier frei auf; eine abschliessende „Fläche" war also eigentlich gar nicht vorhanden. Von dem bindegewebigen Ueberzug auf der genannten Gelenkfläche berichtet Lubosch, dass er beim ausgebildeten Thier zum Theil aus Faserknorpel besteht. (Vergleiche auch Unterkiefer und Kiefergelenk.)

Dass der Temporaliskanal nur seinen äusseren Abschluss durch das Squamosum erhält, seinen inneren aber durch das Petrosum, die Commissura orbitoparietalis und die Lamina spheno-obturatoria, geht aus den Befunden an Beuteljungen klar hervor.

Nasale. Van Bemmelen erwähnt von dem ausgebildeten Nasale als besonders hervorhebenswerth die beträchtliche Länge, die Auflagerung auf den vordersten Abschnitt des Frontale, die Ueberlagerung

seiner vorderen-seitlichen Partien durch das Incisivum, den Ausschluss von der Begrenzung der Apertura piriformis, endlich einen Sulcus ethmoidalis an seiner Innenfläche, und, von diesem Sulcus sich abzweigend, ein oder zwei feine Kanälchen, die schief den Knochen durchsetzen und in kleine Foramina nasalia auf seiner Aussenfläche ausmünden. Auf Grund der Befunde an den früheren Stadien ist die Annahme berechtigt, dass in dem Sulcus der N. lateralis nasi verläuft, und durch die Foramina nasalia kleine Aestchen von ihm sowie Gefässchen hindurchtreten. Die übrigen Besonderheiten fanden sich schon auf den früheren Stadien.

Das Septomaxillare ist beim Incisivum, das Parasphenoid beim Sphenoidale behandelt.

Vomer. Nach der Darstellung VAN BEMMELEN's, der den Vomer an einem *Echidna*-Schädel völlig isoliren konnte, zeigte sich derselbe „als ein 35 mm langer und dabei schmaler und flacher Knochen, an dem sich eine ventral gelegene, horizontale Platte und zwei verticale Längsleisten unterscheiden liessen. Die Platte ging nach vorn in die Längsleisten über, in der Mitte ihrer Länge war sie am breitesten (3,5 mm), und nach dem Hinterende spitzte sie sich zu. Dies Ende lag der Lamina terminalis praesphenoidei auf, ungefähr bis zur Mitte ihrer Länge. Die zwei Längsleisten begrenzen eine concave Rinne für den Unterrand des Nasenseptums. Sie erheben sich nur wenig über die Basalplatte; vorn laufen sie in zwei spitze und zarte Fortsätze aus, die noch etwas hinter dem caudalen Ende der grossen Apertura nasopalatina zurückbleiben und sich also unter den harten Gaumen verstecken. Von dem Punkte an, wo die horizontale Platte sich caudalwärts zu verschmälern anfängt, schlagen sich die verticalen Leisten allmählich nach aussen um zur Bildung der Alae vomeris." Danach dürfte die Form des erwachsenen Vomers im Wesentlichen die gleiche sein, wie oben für Stadium 51a geschildert wurde. Bei der horizontalen Platte wäre noch ihre Dicke zu erwähnen, die sie zur Bildung eines niedrigen Septums zwischen den beiden Ductus nasopharyngei befähigt; bei der Angabe, dass die Platte nach vorn in die beiden Längsleisten überging, handelt es sich, wie das Nachfolgende lehrt, nur um eine ungenaue Ausdrucksweise. Von Interesse ist es, dass auch im erwachsenen Schädel der Vomer caudalwärts nur bis auf die „Lamina terminalis praesphenoidea" reicht, also auf das Gebiet der Nasenkapsel beschränkt bleibt.

Incisivum (Praemaxillare + Septomaxillare). Vom Zwischenkiefer der erwachsenen *Echidna* berichtet VAN BEMMELEN: „Bei *Echidna* und *Proechidna* stossen die Praemaxillae in der dorsalen Mittellinie zweimal an einander, nämlich vor und hinter der Apertura nasalis, wodurch sie also alle anderen Knochen von der Umrahmung dieser Oeffnung ausschliessen. Sie erstrecken sich medial noch eine kleine Strecke caudalwärts unterhalb der Nasalia. An der Ventralseite bilden sie lange und spitze Fortsätze, die sich in die Substanz der Maxillaria einkeilen. Dagegen fehlen Gaumenfortsätze vollständig." Die langen und spitzen Fortsätze an der Ventralseite nennt VAN BEMMELEN Processus accessorii und erörtert weiterhin, dass sie nicht den medial von den Ductus incisivi gelegenen Processus palatini der übrigen Säuger entsprechen, sondern Theile sind, die den Monotremen allein zukommen.

An dieser Darstellung und Auffassung sind zunächst einige Aenderungen nothwendig. Dass die beiden Zwischenkiefer zweimal in der dorsalen Mittellinie zusammenstossen, ist wohl nur ein Lapsus calami; thatsächlich liegt nur die eine mediane Naht an der Dorsalfläche des Schädels, die andere aber an der Ventralfläche. So begrenzen die beiden Incisiva die Apertura piriformis, d. h. die Oeffnung des knöchernen Schädels, durch die der vorderste Theil des knorpeligen Nasengerüstes hindurchtritt, und die mit der eigentlichen Apertura nasalis externa durchaus nicht identisch ist. An dem isolirten Incisivum, wie es VAN BEMMELEN darstellt, sind zwei Abschnitte unterscheidbar, die ich als Corpus und Processus extranasalis bezeichnen will. Auf diese Bezeichnungen, wie auch auf die Bedeutung der beiden Theile im Vergleich mit dem Incisivum der übrigen Säuger komme ich noch im zweiten Theil zurück. Das Corpus ist die ventral gelegene, schmale Knochenspange, die mit der der anderen Seite in der Mittellinie

unter der Apertura piriformis zusammenstösst und sich am Mundhöhlendach weit nach hinten hin ausdehnt, das grosse Foramen incisivum vorn und seitlich begrenzend. Der Processus extranasalis ist dann die breite Platte, die mit dem Corpus in längerer Linie zusammenhängt, hinter der Apertura piriformis aufsteigt und auf dem Schädeldach in langer medianer Naht mit der der anderen Seite zusammenstösst.

Bei einem Vergleich mit dem, was die Embryonen und Beuteljungen zeigten, ist es ohne weiteres klar, dass das ausgebildete Incisivum aus der Verschmelzung der beiden Knochen hervorgegangen ist, die auf den jüngeren Stadien als Praemaxillare und Septomaxillare selbständig waren. Das Corpus repräsentirt das frühere Praemaxillare, der Processus extranasalis das Septomaxillare. Wie die Verwachsung vor sich gegangen ist, konnte mangels geeigneter Stadien nicht beobachtet werden, klar ist nur, dass sie in einer längeren Linie erfolgt ist, nämlich in der, in welcher das Corpus und der Processus extranasalis zusammenhängen. Von dem früher vorhanden gewesenen Proc. praenasalis fehlt im erwachsenen Thier jede Spur. Auch von dem kleinen Processus palatinus medialis ist nichts mehr zu sehen.

Auf den Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Säugern wird, wie gesagt, im zweiten Theil eingegangen werden.

Maxillare. VAN BEMMELEN's Abbildungen des jugendlichen, noch die Knochennähte zeigenden *Echidna*-Schädels lassen alle die früher beschriebenen Theile des Maxillare gut erkennen. Sie zeigen auch die Verbindung des Knochens mit den benachbarten deutlich; zu bemerken wäre in dieser Hinsicht vor allem, dass das vordere Ende des Maxillare jetzt an das einheitliche (aus Septomaxillare und Praemaxillare verschmolzene) Incisivum stösst. Der Praemaxillartheil desselben schiebt sich weit auf die Ventralfläche des Maxillare caudalwärts (VAN BEMMELEN, Taf. XXXI, Fig. 1). Eine lange, mediane Sutura intermaxillaris trennt die Processus palatini der beiderseitigen Maxillaria; in einer sehr schräg verlaufenden Sutura palatina transversa setzen sich das Maxillare und das Palatinum äusserlich von einander ab. Auf den Umstand, dass an der Kreuzungsstelle der Intermaxillar-, sowie der medianen und der transversalen Gaumennaht der Vomer mit einer kleinen Partie seiner Ventralfläche am Gaumen frei zu Tage liegt, hat VAN BEMMELEN gebührend aufmerksam gemacht. Der lange und schlanke Processus zygomaticus bildet zusammen mit dem gleichnamigen Fortsatz des Squamosums den Arcus zygomaticus. Leicht auffindbar ist am erwachsenen Schädel der Aditus canalis infraorbitalis im vorderen Winkel der Orbita, ganz basal, oberhalb der wie eine Plattform nach hinten vorspringenden Crista infraorbitalis; über dem erwähnten Eingang liegt zwischen Maxillare und Frontale an der Seitenwand der Nasenkapsel das Foramen lacrimale (Textfig. 56). Was die übrigen Foramina anlangt, so ist zunächst das Foramen maxillopalatinum posterius leicht zu finden, und zwar seitlich vom hinteren Abschnitt des Foramen incisivum, das, wie VAN BEMMELEN's Figur zeigt, theils von den Praemaxillaria, theils von den Maxillaria begrenzt wird. Das Foramen fehlt bei VAN BEMMELEN. Foramina maxillofacialia posteriora finden sich in grösserer Anzahl am lateralen Umfang des mittleren Abschnittes des Maxillare, vor dem Processus zygomaticus; bei ihrer Kleinheit ist ihre Zahl schwer zu bestimmen. Ich zähle etwa 6—8; einige von ihnen liegen ganz am unteren Rande des Knochens. VAN BEMMELEN's Fig. 2 auf Taf. XXXI zeigt 2 oder 3 von ihnen.

Das Foramen maxillopalatinum anterius und das Foramen maxillofaciale anterius sind am macerirten Schädel ebenfalls leicht zu finden, und zwar liegen sie weit vorn, in gleicher Querschnittshöhe mit der hinteren Ecke der Apertura piriformis, in geringem Abstand über einander, das erstere ventral-, das zweite lateralwärts blickend. Den früheren Stadien zufolge müssten sie auf der Grenze des Maxillare gegen das Incisivum liegen; leider sind auf den mir vorliegenden Schädeln die Knochengrenzen

nicht mehr erkennbar, so dass ich diesen Punkt nicht controliren kann. Auf VAN BEMMELEN's Figuren fehlen sie.

Palatinum. Am Palatinum der erwachsenen *Echidna* unterscheidet VAN BEMMELEN eine horizontale oder Gaumenplatte, eine verticale oder Orbitalplatte, sowie ein hinteres oder temporales Flügelchen.

An der Pars horizontalis ist bemerkenswerth ihre sehr beträchtliche Ausdehnung nach hinten hin, die die starke Rückwärtsverlagerung der Choane zur Folge hat. Die Sutura palatina transversa (Naht zwischen den Processus palatini der Maxillae und den Partes horizontales der Palatina) verläuft nicht quer, sondern sehr stark schräg von medial und vorn nach lateral und hinten. Im Uebrigen giebt sie nicht die eigentliche Grenze beider Knochen an, sondern nur die des Maxillare, während sich die Pars horizontalis Palatini noch weiter ventralwärts auf der Dorsalfläche des ersteren fortsetzt. Die Sutura palatina mediana (Naht zwischen den Partes horizontales beider Palatina) ist nicht so lang wie die Partes horizontales selbst, da die letzteren in ihrer hinteren Hälfte weiter auseinanderweichen und so mit ihren medialen Rändern einen caudalwärts sich verbreiternden spitz-dreieckigen medianen Schlitz begrenzen (Fissura palatina mediana). Ebensowenig wie der vordere, ist der hintere Rand der Pars horizontalis des Palatinums bei ventraler Betrachtung sichtbar; die schräg von lateral und vorn nach medial und hinten verlaufende Sutura palato-pterygoidea giebt nur den vorderen Rand des Pterygoids genau an, während sich das Palatinum mit seinem hinteren Rande noch etwas auf die Dorsalfläche des Pterygoids vorschiebt. Auf die Dorsalfläche des Palatinums stützt sich im erwachsenen Thier der „Processus pterygoideus des Keilbeins" (VAN BEMMELEN, p. 772), und zwar mit dem Theil, der, wie an anderem Orte auseinandergesetzt, dem Parasphenoid entspricht, eine Beziehung, die sich schon vom ersten Auftreten des Pterygoids an feststellen liess.

In der Pars horizontalis des Palatinums finden sich, hinter einander gelagert, mehrere Foramina palatina, die aus dem den Knochen selbst durchsetzenden Canalis pterygopalatinus ventralwärts herausführen. VAN BEMMELEN fand ein oder zwei solcher Löcher, bei *Proechidna* sogar drei, von denen das vorderste bei dem einen der untersuchten Exemplare genau medial von dem hinteren Theil des Foramen sphenopalatinum lag. Dies letztere Verhalten würde genau dem entsprechen, das ich von Stadium 51a beschrieben habe, wo ja auch ein Foramen palatinum anterius, medium und posterius vorhanden waren; wie aus den früheren Schilderungen hervorgeht, waren auf anderen Stadien ebenfalls — wie es VAN BEMMELEN beim erwachsenen Thier fand — nur zwei Foramina palatina oder gar deren nur eins vorhanden. Von den mir vorliegenden Schädeln zeigt einer beiderseits zwei, ein anderer auf der einen Seite zwei, auf der anderen drei Foramina palatina.

Die auffallendste Angabe, die VAN BEMMELEN vom Palatinum der erwachsenen *Echidna* macht, betrifft seine Betheiligung an der Herstellung des Bodens der mittleren Schädelgrube. Nach der Darstellung VAN BEMMELEN's (Taf. XXXII, Fig. 1) liegt es am Boden des Seitentheiles dieser Grube in sehr grosser Ausdehnung frei zu Tage, indem es sich an den Seitenrand des Sphenoidale anschliesst. Die Palato-Pterygoid-Naht ist auf der BEMMELEN'schen Figur ziemlich in ganzer Länge von der Schädelhöhle aus sichtbar. Die Erklärung hierfür ist in den Befunden auf den Beuteljungenstadien nur theilweise gegeben. Nach diesen wäre das Palatinum nur am Boden des vordersten Theiles der mittleren Schädelgrube zu erwarten, der als enger Kanal sich unter dem Wulst der Lamina infracribrosa nach vorn erstreckt und mit dem Foramen pseudo-spheno-orbitale ausmündet. Denn dieser Kanal geht aus dem vordersten Theil des Cavum epiptericum hervor, dessen Boden vom Palatinum gebildet wurde. Für das Zutagetreten des Palatinums im hinteren Theil der mittleren Schädelgrube müsste man als Erklärung annehmen, dass der Knochen sehr beträchtlich unter der Ala temporalis lateralwärts vorgewachsen ist. Diese Annahme hat keine Schwierigkeiten, da

thatsächlich die Schädelhöhle von *Echidna* im Gebiet der mittleren Schädelgrube eine sehr bedeutende Breite besitzt. Aber alles wäre damit auch noch nicht erklärt. Wenn die thatsächlichen Angaben Van Bemmelen's, zu deren Controle mir das Material fehlt, richtig sind, so muss schliesslich, wie ich schon an anderer Stelle auseinandersetzte, noch angenommen werden, dass der Seitentheil der Ala temporalis am erwachsenen Schädel thatsächlich fehlt (s. p. 649). An der angegebenen Stelle wurde auch schon noch einer anderen Besonderheit des ausgebildeten Palatinums gedacht: der Rinne, die sich an dem verdickten lateralen Rande der Pars horizontalis des Knochens, etwa dem mittleren Längendrittel entsprechend, findet (Textfig. 57). Nach den Bildern der Serie 51 a zu schliessen, ist das die Rinne, in der beim Beuteljungenschädel das vordere stark verjüngte Ende der Ala temporalis lag (Textfig. 45). An einem der mir vorliegenden Schädel ist diese Rinne (auf beiden Seiten) durch ein dünnes Knochenblättchen überbrückt, d. h. zum Kanal geschlossen. Die Bedeutung dieses Befundes wurde bereits an einem anderen Orte besprochen (p. 649).

Leicht auffindbar sind am erwachsenen Schädel das Foramen sphenopalatinum und das Foramen pterygopalatinum, die ich stets getrennt finde (Textfig. 57). Van Bemmelen beschreibt nur das Foramen sphenopalatinum, giebt aber von diesem richtig an, dass es sowohl (zwischen Palatinum und Ventralrand der Paries nasi) in die Nasenhöhle wie nach hinten in den Canalis pterygopalatinus des Palatinums selbst führt.

Die Pars perpendicularis des Gaumenbeins bildet am erwachsenen Schädel mit ihrer lateralen Lamelle einen Theil der medialen Orbitawand, wie das ja auch sonst am Säugethierschädel ganz gewöhnlich ist. Der fragliche Bezirk liegt ventral an der vorderen Hälfte der genannten Wand und bildet die mediale Begrenzung der Fossa pterygopalatina, die bei *Echidna* wie bei den meisten Säugern nur ein von der grossen einheitlichen Orbita (oder richtiger: der Orbitotemporalgrube) nicht besonders abgesetztes Raumgebiet darstellt. (Doch wird ein kleiner hinterer Abschnitt des als Fossa pterygopalatina aufzufassenden Raumgebietes bei *Echidna* in den Schädelraum aufgenommen: s. Theil II, Orbitotemporalregion.)

An dem von Van Bemmelen beschriebenen jugendlichen Schädel, der die Nähte noch zeigt, grenzt der obere Rand der Pars perpendicularis an die Pars orbitalis des Frontale, der ventrale scheinbar an das Maxillare, — scheinbar, denn thatsächlich biegt er in die Pars horizontalis um, die nur in ihrem vorderen Theil von dem Maxillare ventral überlagert wird; der hintere Rand steht in Verbindung mit der Knochenplatte, die aus der Ossification der Seitenwand der Nasenkapsel hervorging. (Im Text rechnet Van Bemmelen diese Partie dem Orbitosphenoid zu, in den Figuren bezeichnet er sie als Ethmoid.) — Wie sich die mediale Lamelle der Pars perpendicularis ossis palatini am erwachsenen Schädel verhält, vermag ich wegen der versteckten Lage der Lamelle nicht zu sagen; voraussichtlich bleibt sie immer niedrig und verschmilzt mit der ossificirten Nasenkapselseitenwand.

Bezüglich dieses letzten Punktes sei noch Eins erwähnt. Es geht aus der Schilderung Van Bemmelen's nicht hervor, ob es diesem gelungen sei, das Palatinum vollständig zu isoliren. Ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass das an einem Schädel mit verknöchertem Nasenskelet nicht möglich ist. Zu dieser Vermuthung veranlasst mich der Umstand, dass schon auf Embryonalstadien stellenweise ganz inniger Contact zwischen dem Gaumenbein und dem Knorpel der Nasenkapsel besteht, das erstere sich also wie eine perichondrale Knochenlamelle verhält, die die Bildung eines Ersatzknochens einleitet. Wahrscheinlich schliessen sich hieran dann auch die weiteren Phasen der Ersatzknochenbildung an — und wenn das der Fall ist, so wäre es natürlich ganz unmöglich, das Palatinum später von der ossificirten Nasenkapselseitenwand abzulösen.

Endlich beschreibt Van Bemmelen als Temporalflügel des Gaumenbeins die Knochenlamelle, die am erwachsenen Schädel das Foramen pseudo-spheno-orbitale von dem Foramen pseudo-ovale trennt und zwischen diesen beiden Oeffnungen die laterale Begrenzung der Schädelhöhle bildet (Textfig. 4 B der Van

Bemmelen'schen Arbeit). Dieser Theil gehört aller Wahrscheinlichkeit nach nicht zum Palatinum und wurde daher schon an anderer Stelle behandelt (p. 650).

Pterygoid. Das Pterygoid der erwachsenen *Echidna* zeigt, verglichen mit dem des Beuteljungenstadiums 51 a, als bemerkenswerthe Besonderheit namentlich die Verbindung mit dem Tympanicum, das vorher durch einen grösseren Abstand von ihm getrennt war. Die Annäherung der beiden Knochen an einander ist wohl wesentlich die Folge einer starken Verbreiterung des Pterygoids. Der Abschnitt des lateralen Randes, an den sich das Tympanicum anlegt, ist durch eine leichte concave Einziehung von dem davor befindlichen, mehr geraden Abschnitt des gleichen Randes unterschieden und von diesem deutlich abgesetzt, so dass die Form des ausgebildeten Pterygoids als fünfseitig bezeichnet werden kann, wie es auch durch Van Bemmelen geschieht. Die sonstigen Beziehungen des Pterygoids der erwachsenen *Echidna* sind zum grössten Theil aus den Befunden bei den Beuteljungen leicht verständlich.

Der Knochen liegt ventral von dem Petrosum (der verknöcherten Capsula cochlearis), von diesem aber durch den medialen Theil der Paukenhöhle (richtiger „Paukengrube") getrennt. In der vorderen medialen Ecke der letzteren findet sich zwischen Pterygoid und Petrosum eine von Van Bemmelen nicht beschriebene Spalte, die aus der Paukenhöhle in den Seitentheil der mittleren Schädelgrube führt. Sie mag Fissura petro-pterygoidea heissen. Schulman (1906) erwähnt sie und giebt an, dass durch sie der N. tensor tympani vom dritten Trigeminusast in die Paukenhöhle, und andererseits der vordere Ast des Facialis sowie der R. tympanicus IX zum Ganglion oticum treten. Die Spalte entsteht zweifellos an der Stelle, wo bei Beuteljungen (siehe Stadium 51 a, p. 629) das hier sehr lange Ganglion oticum die Membrana spheno-obturatoria durchsetzt.

Wie viel von der breiten Ventralfläche des Pterygoids gegen die Mundhöhle blickt, ist an dem der Weichtheile beraubten Schädel natürlich nicht zu erkennen; nach den Befunden bei den Beuteljungen dürfte das etwa die mediale Hälfte sein. Das Pterygoid schliesst sich caudal an das Palatinum an, die schräg verlaufende Sutura palatopterygoidea bezeichnet thatsächlich seinen Vorderrand. Van Bemmelen spricht davon, dass das Pterygoid den harten Gaumen nach rückwärts verlängere, sich also an der Bildung desselben betheilige. Das ist nicht ganz richtig und zum mindesten irreführend. Das Pterygoid liegt an der Schädelbasis und, soweit es überhaupt zur Mundhöhle in Beziehung tritt, am primären Dachabschnitt derselben; in den secundären Gaumen (und an diesen denkt man doch wohl, wenn man von „hartem Gaumen" spricht) erstreckt es sich dagegen nicht, oder höchstens mit einem ganz schmalen, leistenförmig vorspringenden medialen Randabschnitt. Zwischen beiden Pterygoiden erfolgt bereits der Zusammenfluss des Ductus nasopharyngeus und der Mundhöhle zur Bildung des Rachenraumes, d. h. es besteht hier überhaupt kein secundärer Gaumen mehr. Somit kann ich mich Van Bemmelen's Vorschlag, am Pterygoid einen horizontalen oder Gaumentheil und einen durch den verdickten lateralen Rand repräsentirten verticalen oder aufsteigenden Theil zu unterscheiden, nicht anschliessen. — An den Beziehungen des Pterygoids zum Palatinum und Parasphenoid dürfte sich am erwachsenen Schädel nichts geändert haben. Auch Van Bemmelen erwähnt (p. 774), dass das hinterste Ende des „Processus pterygoideus" des Keilbeins sich mit dem Pterygoid verbinde. Wie beim Keilbein erwähnt wurde, ist aber der „Processus pterygoideus" desselben in der Hauptsache das mit dem Keilbein verschmolzene Parasphenoid. Am getrockneten Schädel ist das hintere Ende des Parasphenoids in der niedrigen verticalen Knochenwand dorsal von dem vorspringenden Medialrand des Pterygoids an der Seite der Choane zu suchen. In der Rinne, die zwischen dem hinteren Ende des Pterygoids und dem Petrosum bleibt, darf, den Beuteljungenbefunden zufolge, der N. petrosus superficialis major auf seinem medialwärts zum Ductus nasopharyngeus gerichteten Verlauf erwartet werden. — Gegen seinen Vorderrand hin wird das Pterygoid von dem Parasphenoid durch das Palatinum getrennt.

Die merkwürdigste Besonderheit, die das Pterygoid der ausgebildeten *Echidna* zeigt, ist seine Antheilnahme an der Bildung des Schädelhöhlenbodens. VAN BEMMELEN hat dieses Factum ausführlich erörtert und durch eine Abbildung (Taf. XXXII, Fig. 1) illustrirt, die deutlich zeigt, dass die Dorsalfläche des Pterygoids vor dem Petrosum direct in die Schädelhöhle blickt, und dass somit auch die Palato-Pterygoid-Naht in ganzer Länge vom Cavum cranii aus sichtbar ist. Palatinum und Pterygoid bilden den Boden des Seitentheils der mittleren Schädelgrube. Wie das zu erklären ist, wurde, wie für das Palatinum, so auch für das Pterygoid schon bei der Betrachtung des Sphenoidale erörtert: es hängt zusammen mit der Lage des Pterygoids am Boden des Cavum epiptericum, das am ausgebildeten Schädel den Seitentheil der mittleren Schädelgrube darstellt. Gegenüber dem Beuteljungen-Zustand (auch dem Stadium 51 a) erscheint der Antheil des Pterygoids an der Bildung des Schädelbodens nur auffallend gross, was theilweise sicherlich als Folge eines weiteren Wachsthums (namentlich in lateraler Richtung), das der Knochen noch in späten Stadien äussert, anzunehmen ist, theilweise wohl mit dem Fortfall des Seitentheiles der Ala temporalis zusammenhängt (p. 649).

VAN BEMMELEN berichtet, dass der laterale Rand des Knochens in seiner hinteren Hälfte beim erwachsenen Thier gespalten sei und so die Paukenhöhle umschliesse. Das Stadium 51 a zeigt von einer solchen Spaltung noch nichts; die Paukenhöhle dehnte sich erst lateral von dem Pterygoid aus.

Tympanicum. Das Tympanicum von *Echidna* bleibt, wie schon von mehreren Seiten besonders hervorgehoben worden ist, zeitlebens auf dem Zustand eines schmalen Ringes stehen, der an seinem hinteren-oberen (richtiger: hinteren-lateralen) Umfang offen ist. Seine Ebene liegt wesentlich horizontal, nur wenig nach aussen hin ansteigend; seine Form ist nicht genau die eines Kreises, sondern die eines Ovales. Eingehender ist das besonders von DENKER (1901) geschildert worden. Der vordere ziemlich gerade Schenkel liegt dem Processus anterior des Malleus, d. h. dem Goniale an, eine Lagebeziehung, die schon von vornherein ausgebildet war; am Uebergang des vorderen Schenkels in den ventralen (medialen) springt eine stumpfe Ecke nach vorn vor: auch diese war schon auf Stadium 48 deutlich erkennbar (vergl. die Abbildung des Modelles, Fig. 7, Taf. LXIX, und Fig. 9, Taf. LXX, mit der Abbildung von DENKER 1901, Taf. XXI, Fig. 3a). Dass der ventrale Schenkel des Tympanicums sich in seinem vorderen Abschnitt an den Seitenrand des Pterygoids anlegt, ist ein Verhalten, das sich ebenfalls schon in den späteren Beuteljungenstadien feststellen liess. Die hintere Hälfte des ventralen Schenkels bleibt dagegen von dem Pterygoid getrennt durch eine Lücke, die von der Tuba auditiva zum Durchtritt benutzt wird. Auch das entspricht dem Verhalten auf den Beuteljungenstadien.

Goniale. Das Goniale ist am erwachsenen *Echidna*-Schädel nicht mehr als selbständiges Skeletstück vorhanden, sondern bildet den Proc. anterior s. Folii des Hammers (s. diesen).

Mandibula und Kiefergelenk. Der Unterkiefer der erwachsenen *Echidna* ist erst vor kurzem (1906) durch SCHULMAN eingehend geschildert worden, auf dessen Darstellung ich daher verweisen kann. Die eigenthümliche Lage des Knochens, die sich darin ausprägt, dass die Kante, die sonst bei den Säugethieren die obere zu sein pflegt, vielmehr lateralwärts blickt, wurde, wie schon erwähnt, bereits 1889 durch CH. WESTLING hervorgehoben. Die Arbeit dieser Forscherin enthält auch eine Abbildung, auf der das Verhalten der vorderen intermandibularen Verbindungen dargestellt ist (Taf. III, Fig. 9a). Es zeigt sich da erstens ein sehr langer Verbindungsstreifen zwischen den medialen Unterkieferrändern, dessen blaue Farbe wohl den knorpeligen Charakter andeuten soll. Das wäre also die Synchondrosis intermandibularis, die aus der Synchondrose zwischen beiden MECKEL'schen Knorpeln hervorgegangen ist.

Vergleiche ich die WESTLING'sche Abbildung mit einem isolirten Unterkiefer, so komme ich zu dem Schluss, dass die hintere Grenze der Synchondrose etwa in der Höhe des Foramen mandibulare medium liegt. Vor der Synchondrose zeichnet dann CH. WESTLING noch eine zweite, weiss gehaltene, Verbindung zwischen den vordersten Enden beider Mandibeln. Das entspricht dem Befund, den ich an dem ältesten Beuteljungen-stadium erheben konnte, auf dem sich ja bereits in der fraglichen Gegend eine Syndesmosis intermandibularis ausbildete. Demnach bleiben auch bei der erwachsenen *Echidna* die beiden Verbindungen erhalten, die hintere sehr ausgedehnte Synchondrose und die vordere kürzere Syndesmose.

Bezüglich der Nervenlöcher kann ich den Angaben SCHULMAN's eine Ergänzung zufügen. Der Genannte beschreibt ein For. mandibulare posterius, hinten an der Innenfläche des Corpus, als Eintrittsöffnung des N. alveolaris inferior, sowie ein For. mandibulare medium auf der Grenze des vorderen und mittleren Drittels des Corpus, blieb aber über die Anzahl der vorderen Foramina mandibularia im Unklaren. Ich finde, ganz im Einklang mit den Feststellungen bei Beuteljungen, deren zwei: ein For. mandibulare anterius inferius und ein For. mandibulare anterius superius. Das obere liegt an der hinteren Grenze der kleinen schaufelförmigen Verbreiterung, die das vordere Unterkieferende zeigt, an der aufwärts gekehrten Fläche derselben; das untere ein wenig weiter hinten an dem ventral-medialen Umfang des Knochens. Das mittlere und die beiden vorderen Mandibularlöcher leiten Aeste des N. alveolaris inferior aus dem Canalis mandibulae heraus.

An der Stelle, wo das Caput medium und das Caput posterius des M. temporalis mit gemeinschaftlicher Sehne ansetzen, zeigt der ausgebildete Unterkiefer einen kurzen Vorsprung, den Proc. coronoideus. Auf Stadium 51a war er noch nicht ausgebildet, wohl aber war die Stelle, an der er sich bilden würde, durch eine besondere Verdickung des Periostes ausgezeichnet. (Ueber die Muskeln des erwachsenen Thieres handelt SCHULMAN in vortrefflicher eingehender Weise.)

Der Condylus bildet, wie LUBOSCH (1906) richtig sagt, nur „eine Art scheibenförmige Verbreiterung des Kieferastes", deren Oberfläche ich von länglich-ovaler Form mit hinterer Spitze finde, mit geringer Convexität im transversalen und longitudinalen Durchmesser. Bei Betrachtung mit der Lupe zeigt sie ein poröses Aussehen.

Ueber das Verhalten des Kiefergelenkes bei der erwachsenen *Echidna* verdanken wir LUBOSCH (1906) sehr genaue Angaben. Aus denselben geht hervor, dass das Gelenk zeitlebens auf dem Zustand eines einfachen Schleimbeutels stehen bleibt, der sich zwischen der Bindegewebsbedeckung der squamosalen Gelenkfläche einerseits und der des Condylus mandibulae andererseits ausdehnt. In die letztere geht die Sehne des M. pterygoideus externus über. Von Interesse ist die histologische Differenzirung, die die beiden Bindegewebslager gegenüber dem früheren Verhalten zeigen. Sie zeigen die Structur eines Faserknorpels mit, nach LUBOSCH's Angabe, deutlichen Knorpelzellen und Grundsubstanz. Am Unterkiefer erstreckt sich diese Structur in einem ausgedehnten Gebiet sogar durch die ganze Dicke der Schicht hindurch, am Squamosum bleibt sie überall auf die tiefsten, dem Knochen benachbarten Lagen beschränkt, und der Knorpel wird gegen den Gelenkspalt hin noch von mehr lockeren Bindegewebslagen bedeckt. Von den sonstigen Angaben von LUBOSCH mag nur noch die hervorgehoben sein, dass sich der kappenförmige Ueberzug des Condylus in einen Strang (Lig. temporo-mandibulare) fortsetzt, der nach hinten zieht und an der Schädelbasis Befestigung findet, und dass auch zwischen diesem Ligament und dem Squamosum ein Schleimbeutel liegt, der mit dem Gelenkspalt zusammenhängt. „So finden wir das sehr eigentümliche Ergebnis, dass die Gelenkhöhle im engeren Sinne eigentlich nur ein besonders differenzirter Abschnitt einer im Uebrigen sich weithin ausdehnenden Spalte ist, die das Dentale und seine bindegewebige Fortsetzung von der Schädelbasis trennt."

Ein Discus articularis besteht auch im erwachsenen Kiefergelenk nicht, dagegen kommen seitlich vorspringende Synovialfalten vor.

Gehörknöchelchen. Die Gehörknöchelchen der erwachsenen *Echidna* sind in diesen Forschungsergebnissen schon durch A. Denker ausführlich behandelt worden, so dass ich von ihrer genauen Schilderung absehen und mich auf einige kurze Bemerkungen beschränken kann. Am Hammer ist etwas auffallend die flache Form des Kopfes, namentlich die Anlagerungsfläche des Ambosses lässt die Pfannenform vermissen, die sie im Beuteljungenstadium 51a sehr schön zeigte. Die bedeutende Länge des Manubrium zeigt, dass dieser Theil seit dem Stadium 51a noch gewachsen ist. Die Verwachsung des Hammerkopfes mit dem grossen Processus anterior, der aus dem Goniale hervorgegangen ist, ist sehr vollständig; wo die Grenze des Deckknochens gegen den primordialen Abschnitt gesucht werden muss, lässt sich am ausgebildeten Hammer nicht mehr erkennen. Die unbedeutende Verdickung des Proc. brevis muss erst spät, vielleicht erst bei der Ossification, entstanden sein. Vom Amboss ist nichts Besonderes zu sagen; am Stapes erscheint der Gegensatz zwischen der scheibenförmigen Fussplatte und dem dünnen Stiel stärker ausgebildet als im Knorpelstadium. Dass die Verbindungen der einzelnen Knöchelchen unter einander auch im erwachsenen Zustand keine wahren Gelenke, sondern Syndesmosen sind, hat Denker festgestellt.

Der grösste Theil des Meckel'schen Knorpels ist im ausgebildeten Zustand, soweit bekannt, zu Grunde gegangen.

Zungenbein. Am Zungenbein der erwachsenen *Echidna* beschreibt Flower (1888) den verknöcherten Körper, dann die hyalen Hörner, von denen ein jedes in 3 Stücke, zwei untere verknöcherte und ein oberes knorpeliges, gegliedert ist, endlich die knöchernen ersten branchialen Hörner. Die Abbildung bei Goeppert zeigt von dem hyalen Horn nur den untersten Abschnitt knöchern, das übrige Horn knorpelig, in demselben jedoch eine (in der Zeichnung durch eine Linie angedeutete) Segmentirung. Es dürfte sich hier um ein noch jugendliches Thier gehandelt haben. An dem einen mir vorliegenden Schädel finde ich die Dinge, wie Flower sie beschreibt. Es schliesst sich also an den Körper zunächst (in gelenkiger Verbindung, Goeppert) ein kurzer knöcherner Abschnitt an, dem dann, bindegewebig verbunden, ein etwas längerer, ebenfalls verknöcherter, aber mit zwei knorpeligen Epiphysen versehener Abschnitt folgt. An ihn schliesst sich in ebenfalls bindegewebiger Verbindung der obere längste Abschnitt an, der aus Hyalinknorpel besteht und in dem mir vorliegenden Exemplar nur nahe seinem oberen Ende einen kleinen knöchernen Höcker zeigt. Dieser ist an dem rechten wie an dem linken Horn vorhanden. Das obere Ende des Knorpelstreifens ist an dem beim Petrosum erwähnten Tuberculum hyale bindegewebig befestigt. Bei Besprechung des Petrosum wurde auch schon festgestellt, dass die Knochenbrücke, die am erwachsenen Schädel das Foramen stylomastoideum primitivum sowie den Canalis craniotympanalis ventral abschliesst, aus der Verknöcherung des obersten Abschnittes des Reichert'schen Knorpels hervorgegangen sei. Wie sie verknöchert und mit dem Petrosum knöchern zusammenfliesst, konnte freilich nicht beobachtet werden. Auch über das Auftreten der Segmentirung innerhalb des freien Abschnittes des Cornu hyale geben die Serien keinen weiteren Aufschluss, als den, dass die Segmentirung sehr spät und innerhalb eines vorher durchaus homocontinuirlichen Knorpelstabes auftritt.

Das Verhalten der ersten branchialen Hörner im ausgebildeten Zustand vermag ich aus eigener Anschauung nicht zu schildern, da die Hörner in dem mir vorliegenden Zungenbein nur unvollständig erhalten sind. Es muss also auf die vortreffliche Darstellung von Goeppert verwiesen werden. Die Abbildung bei Flower zeigt die Branchialhörner frei endigend — was wohl auf eine künstliche Lostrennung vom Thyreoid zurückzuführen ist.

Zweiter Theil.

Zusammenfassende Darstellung der Entwickelung des Schädels. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

Im nachfolgenden zweiten Theil will ich versuchen, die auf den einzelnen Stadien gemachten Befunde zu einer zusammenhängenden Darstellung der Entwickelung zu verarbeiten und im Anschluss daran sie in ihrer allgemeineren Bedeutung zu discutiren. Auch die Vergleiche mit den Ergebnissen, die an anderem Material von anderen Forschern gewonnen wurden, sind hier anzufügen.

Die Betrachtung der Entwickelung des Schädels gliedert sich naturgemäss in zwei große Abschnitte: in die Betrachtung des Primordialcraniums und die der Knochen.

I. Das Primordialcranium.

1. Allgemeine Uebersicht über den Gang der Entwickelung.

Die beiden jüngsten mir zur Verfügung gestellten Stadien (40 und 41) lassen innerhalb des Kopfgebietes nur im Bereich der Occipitalregion besondere Differenzirungen des embryonalen Stützgewebes, die Skeletanlagen darstellen, erkennen. In den davor gelegenen Gebieten werden die Organe des Kopfes noch von einem indifferenten embryonalen Bindegewebe in verschiedener Mächtigkeit und Dichte umgeben. Die Chorda dorsalis ist an dem Ventralumfang des Gehirnes bis zum Boden des Zwischenhirns (hinter der Hypophyse) verfolgbar; in das Mittelhirnpolster (d. i. das Bindegewebe, das den durch die Mittelhirnbeuge bedingten Spalt an der Gehirnbasis ausfüllt) dringt sie nicht ein.

Die beiden folgenden Stadien (42 und 43), die unter sich ziemlich gleich sind, zeigen einerseits in der Occipitalregion einen Fortschritt in der Ausbildung der Skeletanlagen (doch noch keine Knorpelbildung), andererseits eine bemerkenswerthe Differenzirung des Stützgewebes innerhalb der Labyrinth- und Orbitotemporalregion. Die in der nächsten Umgebung des Gehirnes gelegenen Gewebsmassen behalten überall ihren ursprünglichen lockeren Charakter bei und setzen sich dadurch an der Basis und an der unteren Hälfte des Lateralumfanges des Gehirnes scharf ab von den peripheren Partien, die sich stärker verdichten. An der oberen Hälfte des Lateralumfanges und am Dorsalumfang des Gehirnes behält das Stützgewebe einstweilen noch ganz seinen lockeren Charakter bei. Die periphere verdichtete Schicht, die bis an das Epithel der Körperoberfläche und des Mundhöhlendaches reicht, enthält die Anlagen knorpeliger und knöcherner Skelettheile sowie die des Coriums, die inneren lockeren Massen (an der Basis und der unteren Hälfte des Lateralumfanges des Gehirnes) werden weiterhin zur Bildung der Gehirnhüllen benutzt. Ausser dieser Zerlegung des pericerebralen Stützgewebes ist jetzt die erste Verdichtung des periotischen Gewebes bemerkenswerth.

Auch im visceralen Kopfgebiet lassen diese beiden Stadien Differenzirungen des embryonalen Stützgewebes erkennen. Die ersten Anlagen des Hyobranchialskeletes im zweiten und dritten Viceralbogen, sowie die des Stapes sind jetzt erkennbar, kaum angedeutet ist dagegen die des Meckel'schen Knorpels im Kieferbogen.

Das nächste Stadium (43a) ist durch den Beginn der Verknorpelung in der Occipitalregion ausgezeichnet; in den davor gelegenen Abschnitten ist zwar eine beträchtliche Weiterentwickelung der Organe erfolgt, das Stützgewebe hat aber noch überall den weichen bindegewebigen Charakter beibehalten.

Erst im Stadium 44, nachdem die Organe des Kopfes schon einen hohen Grad der Ausbildung erreicht haben, beginnt auch in den drei vorderen neuralen Schädelregionen Knorpel aufzutreten. Die Gewebspartien, in denen das der Fall ist, haben sich zugleich schärfer gegen die Umgebung abgesetzt und werden jetzt auch von dem Epithel der Körperoberfläche und des Munddaches durch eine Schicht mehr lockeren Gewebes getrennt (Anlage der Haut und Schleimhaut). Die Differenzirung des pericerebralen Gewebes ist ausserdem weiter dorsalwärts fortgeschritten, so dass jetzt auch am Dorsalumfang des Gehirnes eine innere lockere, eine mittlere festere und eine äussere subektodermale wieder lockere Schicht zu unterscheiden sind. Die Differenzirung des ursprünglich einheitlich lockeren Gewebes in der Umgebung des Gehirnes in die einzelnen Lagen (Gehirnhüllen, Skeletschicht, Haut resp. Schleimhaut nebst subcutanem und submucösem Gewebe) erfolgt also nicht auf einmal und nicht zugleich an allen Stellen, sondern von innen nach aussen und von ventral nach dorsal fortschreitend. Die gleiche Differenzirung ist nunmehr auch in der Umgebung der Nasensäcke eingetreten: auch hier sind jetzt eine innere lockere, eine mittlere verdichtete (Anlage der Nasenkapsel) und eine äussere lockere, die bis zum Ektoderm der Körperoberfläche reicht, zu unterscheiden. — Die Verknorpelung beginnt in verschiedenen selbständigen Heerden und ist zur Zeit in den rostralen Gebieten noch am weitesten zurück.

Auch die Stadien 45 und 45a zeigen den neuralen Knorpelschädel noch aus einzelnen Stücken bestehend, also auf dem Stadium der Heterocontinuität (Knorpelstücke, durch unverknorpeltes Gewebe verbunden).

Erst auf dem Stadium 46 ist eine knorpelige Verschmelzung der einzelnen Stücke erfolgt: das neurale Cranium hat den Zustand der Homocontinuität erreicht.

Im chordalen Schädelgebiet verknorpeln wahrscheinlich die beiden Occipitalpfeiler selbständig, ebenso wie der basale Theil der Occipitalregion; ob der Pars otica der Basalplatte eine selbständige Verknorpelung zukommt, war nicht festzustellen, dagegen ist dies sicher der Fall mit der Pars superior der Ohrkapsel. Die Pars cochlearis der Ohrkapsel zeigt engere Beziehungen zur Basalplatte. Zahlreicher sind die isolirten Knorpelheerde im prächordalen Schädelabschnitt. Von ihnen sind zwei, die als Trabekel und als Ala orbitalis bezeichneten, paarweise vorhanden und gehören ausgesprochen der Orbitotemporalregion an. Ein vor den Trabekeln gelagerter unpaarer, die hintere Septalplatte, bildet den hinteren Theil des Nasenseptums und wird daher unter den Componenten der Ethmoidalregion geschildert werden, wenn auch die Vergleichung ergiebt, dass er zum Theil auch der Orbitotemporalregion zuzuzählen ist. Dazu kommen dann die übrigen Centra, von denen aus das primordiale Nasenskelet verknorpelt: ein vorderes septales, jederseits ein dorso-laterales, ein caudales, zwei basale und ein paraseptales.

Auch in den Anlagen der visceralen Skelettheile ist Knorpelbildung zuerst auf Stadium 44 erkennbar; sie hat hier den Stapes und einen grossen Theil der im zweiten und dritten Visceralbogen gelegenen Anlage des Hyobranchialskeletes ergriffen, aber auch schon im Kieferbogen einen Knorpelstab geschaffen, dessen proximales Ende als knorpelige Hammeranlage erkennbar ist, während der übrige Stab den Meckel'schen Knorpel im engeren Sinne darstellt. Erst Stadium 45 lässt im Kieferbogen auch einen selbständigen Knorpelheerd erkennen, aus dem der spätere Amboss hervorgeht. Mit Stadium 46 sind dann alle visceralen Skelettheile im Knorpelzustand vorhanden, und das Hyobranchialskelet (Zungenbein) hat vermittelst seines hyalen Hornes die Verbindung mit dem neuralen Schädel gewonnen.

Das Knorpelcranium von *Echidna* zeichnet sich durch grosse Vollständigkeit aus und bleibt lange erhalten. Die Occupation durch Ersatzknochen beginnt spät und ist auf Stadium 51a erst in den ersten Anfängen zu constatiren.

Allgemeine Bemerkungen.

Die im Vorstehenden gegebene kurze Skizze zeigt als bemerkenswerthere Thatsachen: 1) dass die Sonderung der ursprünglich einheitlichen Umhüllungsmasse des Gehirnes, die ja die Anlagen der Hirnhüllen,

des Skeletes und des bindegewebigen Antheils der Haut und Mundschleimhaut enthält, von innen nach aussen erfolgt; 2) dass die Verknorpelung, also die Bildung des primordialen Skeletes, erst erfolgt, nachdem die Organe des Kopfes schon einen hohen Grad der Entwickelung erreicht haben — wie das SEWERTZOFF (1899) auch für den Selachierschädel festgestellt hat; 3) dass die Verknorpelung des neuralen Primordialschädels von mehreren getrennten Centren aus erfolgt, die erst später verschmelzen, dass also dem Zustand der Homocontinuität ein solcher der Heterocontinuität vorausgeht; 4) dass die Occipitalregion sich in ihrer Entwickelung den vorderen Rumpfwirbeln anschliesst, und damit in einem Gegensatz zu den übrigen Regionen des Craniums steht; 5) dass die Verknorpelung im Allgemeinen caudal beginnt und rostralwärts vorschreitet.

Von diesen Punkten sei an dieser Stelle nur der unter 3) genannte der ursprünglichen Heterocontinuität des neuralen Chondrocraniums etwas genauer behandelt. Dass das primordiale Neurocranium von mehreren Knorpelcentren aus verknorpelt, ist eine jetzt so allgemein anerkannte Thatsache, dass darüber kaum noch ein Wort zu verlieren ist; ich selbst habe wohl zuerst die Localisation dieser Centra an einem bestimmten Cranium, dem von *Rana fusca*, systematisch verfolgt. Für die Säuger lagen bis vor kurzem systematisch durchgeführte Untersuchungen nicht vor, und es ist ein entschiedenes Verdienst von NOORDENBOS (1905), diese Lücke ausgefüllt zu haben.

NOORDENBOS hat (im Institut von VAN WIJHE) die Entwickelung des Chondrocraniums der Säuger unter Benutzung der VAN WIJHE'schen Methylenblaumethode untersucht. Als Objecte dienten ihm Embryonen verschiedenen Alters von: Maulwurf, Kaninchen, Schwein und Rind, überdies ein Pferde- und ein Menschenembryo. Die speciellen Angaben beziehen sich hauptsächlich auf Talpa, die Form, von der auch fast alle Abbildungen stammen. Bei der VAN WIJHE'schen Methode kommen die ganzen Embryonen zur Untersuchung nach vorheriger Färbung und Aufhellung. Die Vortheile dieses Verfahrens liegen auf der Hand. Die Grenzen von selbständig entstandenen Knorpelpartien werden dabei in vielen Fällen sich mit grösserer Deutlichkeit bemerkbar machen, als mit den gebräuchlichen Schnittmethoden, da man dort mit einem Blick ausgedehntere Gebiete übersieht, die in der Serie auf eine grosse Anzahl von Einzelschnitten vertheilt sind. Selbst die gewissenhafteste Untersuchung der letzteren wird, ganz abgesehen von dem grossen Zeitaufwand, der dazu nöthig ist, manchmal nicht im Stande sein, zu unterscheiden, ob einzelne Partien selbständig oder in Zusammenhang mit anderen verknorpeln. Die Schnittrichtung spielt hier begreiflicher Weise eine sehr grosse Rolle. Auf der anderen Seite hat natürlich auch die VAN WIJHE'sche Methode ihre Nachtheile, vor allen Dingen den, dass bei der Kleinheit der Untersuchungsobjecte manches doch nicht mit der Genauigkeit erkennbar sein wird, wie bei der mikroskopischen Untersuchung. So stellt sie zweifellos ein Hülfsmittel dar, das die Untersuchung der Entwickelung des Knorpelschädels in Zukunft sehr wesentlich erleichtern wird, die Benutzung von Schnittserien aber nicht etwa überflüssig machen kann. Zum Studium der Formverhältnisse des ausgebildeten Chondrocraniums vollends werden wir, glaube ich, auch in Zukunft die Reconstructionsmethode, so mühselig und zeitraubend sie auch ist, nicht entbehren können. Die Menge neuer Anschauungen, die dieselbe uns gerade auf dem Gebiet der Schädelmorphologie schon vermittelt hat, spricht so zu ihren eigenen Gunsten, dass ich wohl nicht nöthig habe, hier noch besonders für sie einzutreten.

Die von mir bei *Echidna* beobachteten selbständigen Verknorpelungscentra entsprechen vielfach denen, die NOORDENBOS bei verschiedenen placentalen Säugern gefunden hat; in manchen Fällen dagegen konnte ich ausgesprochene Differenzen feststellen. Ich glaube durchaus nicht, dass man dieselben einfach als auf Irrthum beruhend — bedingt durch die Untersuchungsmethoden — hinstellen darf, wenn das auch vielleicht für einige zutreffen mag, sondern sehe in ihnen vielmehr eine neue Bestätigung der Auffassung, die ich immer schon vertreten habe: dass der Modus der Verknorpelung nicht derartig festgelegt ist, dass er nicht auch innerhalb nahe verwandter Gruppen variiren könnte. Es bleibt eben immer im Auge zu behalten, dass die Verknorpelung nur einen bestimmten histologischen Differenzirungsprocess einer schon vorher an Ort und Stelle befindlichen Gewebsmasse darstellt, die als solche die Fähigkeit, Knorpel zu bilden, besitzt. Dass auch kleinere Bezirke dieses Knorpelbildungsgewebes die ihnen innewohnende Fähigkeit bethätigen

können, ohne Zusammenhang mit den übrigen Massen, zu denen sie gehören, ja auch wenn sie künstlich aus diesem Zusammenhang gelöst werden, geht zur Evidenz aus den Versuchen von G. Born (1897) hervor. Und so müssen wir denn auch mit der Möglichkeit rechnen, dass eine bestimmte Partie von Knorpelbildungsgewebe, die in dem einen Falle im Zusammenhang mit einer anderen Masse verknorpelt, in einem anderen selbständig in Knorpel übergeführt werden kann, wenn aus irgend einem Grunde, etwa unter dem Einfluss der umgebenden Organe, die Verknorpelung der die beiden Massen verbindenden Gewebspartie verzögert wird. Darum ist eben bei der Beurtheilung der Verknorpelungsvorgänge Vorsicht geboten, und Rückschlüsse allgemeiner Natur sollten nur auf Grund ausgedehnteren Vergleichsmaterials angestellt werden. In dieser Hinsicht stimmen meine Schlussfolgerungen nicht immer mit denen von Noordenbos überein, wie ich auch meine, dass Noordenbos der Umformungsfähigkeit, der formalen Anpassungsfähigkeit des Chondrocraniums nicht genügend gerecht wird, und die Theile desselben viel zu sehr als starre, unveränderliche gegebene Grössen ansieht. Meines Erachtens müssen wir uns dagegen den Knorpelschädel durchaus als aus plastischem Material aufgebaut vorstellen, dessen einzelne Abschnitte durch die verschiedensten Einwirkungen, vor allem durch die umgebenden Organe, in beliebiger Weise geformt werden können.

Noch sei eine kurze Bemerkung zur Nomenclatur gestattet. Noordenbos schlägt vor, solche Partien des Chondrocraniums, durch deren Verknorpelung zwei bereits verknorpelte Bezirke unter einander verbunden werden, als Synchondrosen zu bezeichnen. Das erscheint mir nicht gerade sehr glücklich. Mögen diese Theile auch als secundäre Verbindungsbrücken zwischen früher getrennten Abschnitten entstehen, so ist doch sicher, dass sie nach ihrer Bildung nicht etwa Gliederungsstellen am Cranium im mechanischen Sinne bilden, — und damit fällt ein Moment weg, das wir nun einmal gewöhnt sind mit dem Begriff Synchondrosis zu verbinden. Der schon früher (Decker 1883) in der Beschreibung des Knorpelschädels verwandte Begriff „Commissura" verdient hier meines Erachtens den Vorzug.

2. Occipitalregion.

Gang der Entwickelung.

Die Occipitalregion ist der Theil des Craniums, der am frühesten zur Entwickelung kommt: ihre Anlage ist schon erkennbar in Stadium 40, zu einer Zeit, wo in dem davor gelegenen Kopfgebiet das Stützgewebe noch ganz embryonalen indifferenten Charakter besitzt. Jene Anlage schliesst sich somit zeitlich eng an die der vorderen Wirbel an, mit denen sie auch formal gewisse Uebereinstimmungen zeigt.

Zuerst werden die beiden Seitentheile, die Occipitalpfeiler, sichtbar als Gewebsverdichtungen, die, ähnlich wie die aufsteigenden Theile der primitiven Wirbelbogen, lateral von der Medulla oblongata zwischen dem N. spinalis I und dem N. hypoglossus jeder Seite aufsteigen. Auf den beiden jüngsten Stadien (40 und 41) nehmen sie ventralwärts merklich an Deutlichkeit ab und werden erst durch wenig verdichtetes Gewebe in der Umgebung der Chorda dorsalis unter einander verbunden, das aber schon jetzt ventral von der Chorda am dicksten ist. In dieser Form bietet die Anlage der Occipitalregion Aehnlichkeit mit einem „primitiven Wirbelbogen" im Sinne Froriep's (siehe meine vorige Arbeit). Die hypochordale Gewebsplatte der Occipitalregion verdickt sich dann stärker und zeigt schon auf Stadium 42 ein an Knorpel erinnerndes Aussehen (die grossen rundlichen, blass gefärbten Kerne sind in eine gleichmässig helle Grundmasse eingelagert). Gleichzeitig haben auch die Occipitalpfeiler ihre Form etwas verändert, indem sie in ihren dorsalen Abschnitten die Form von flachen Platten angenommen haben, die eine Fläche gegen das Gehirn hin, eine andere lateral- und caudalwärts kehren. Auch in den Occipitalpfeilern macht sich eine Aufhellung des früher sehr dunklen (dichten) Gewebes bemerkbar, als erste Andeutung der Verknorpelung, die danach wohl in den Pfeilern selbständig, und unabhängig von der in der occipitalen Hypochordalplatte vor sich

geht. Bald (Stadium 43a) sind dann die Basis der Occipitalregion wie ihre Seitentheile in Knorpel übergeführt und homocontinuirlich unter einander im Zusammenhang.

Auf dem frühesten Stadium (40 und 41) ist die Gewebsverdichtung an der Basis der Occipitalregion caudalwärts durch eine lockere Gewebsschicht von der Querscheibe des ersten primitiven Wirbelbogens getrennt; später, im ersten Beginn der Verknorpelung (Stadium 42 und 43) finde ich sie mit den basalen Theilen der ersten Wirbelanlage so eng vereinigt, dass eine Grenze kaum mehr erkennbar ist (siehe meine frühere Arbeit). Erst nach der Verknorpelung setzt sie sich wieder scharf von der hypochordalen Spange des ersten Wirbels ab und erhält nun im Laufe der weiteren Entwickelung auch ihre charakteristische hintere Begrenzung, d. h. es bildet sich die mediane Incisura intercondyloidea, von der aus die beiden Hälften des Hinterrandes der Platte caudalwärts divergirend verlaufen, um aufsteigend in die Hinterränder der Occipitalpfeiler überzugehen. Gegen das länger unverknorpelt bleibende Gewebe an der Basis der Oticalregion setzt sich die basale Platte der Occipitalregion anfangs scharf ab; später, nach Verknorpelung auch des ersteren, hängen beide homocontinuirlich zusammen, und in der nunmehr bestehenden und durch den ganzen chordalen Schädelabschnitt reichenden einheitlichen Basalplatte ist eine Grenze zwischen der Pars occipitalis und der Pars otica nicht mehr wahrnehmbar. Wollte man diese Grenze bestimmen, so wäre sie etwa in die Verbindungslinie zwischen den beiderseitigen Foramina jugularia zu legen.

Der Occipitalpfeiler jeder Seite endet anfangs dorsal frei; vor ihm, zwischen ihm und der Anlage der Ohrkapsel, verlaufen die Nn. glossopharyngeus, vagus, accessorius und hypoglossus lateral- und ventralwärts. Erst später, nach der Verknorpelung der Ohrkapsel und der Supracapsularplatte, welch letztere sich im Anschluss an den dorsalen Rand der Kapsel bildet, tritt eine Verschmelzung des Occipitalpfeilers mit diesen beiden Gebilden ein, die dorsal beginnt und ventralwärts vorschreitet. Auf Stadium 44 ist die Verschmelzung mit der Supracapsularplatte erfolgt, auf Stadium 45 hat sie sich auch schon auf die Ohrkapsel fortgesetzt. Auf diese Weise werden die vorhin genannten Nerven in ein anfangs weiteres, später sich verkleinerndes Foramen metoticum s. jugulare eingeschlossen. Die Vereinigung des Hypoglossus mit der Vagusgruppe und dem zufolge der Mangel eines selbständigen Foramen spino-occipitale (For. hypoglossi) ist das auffallendste Merkmal der Occipitalregion von *Echidna*; es wird uns im vergleichenden Theil noch einmal beschäftigen.

Im Anschluss an die Supracapsularplatte, mit der das obere Ende des Occipitalpfeilers verschmolzen ist, entsteht schon früh (Stadium 44) das Tectum posterius, das genauer erst bei der Oticalregion zur Sprache kommen wird.

Die Entwickelungsphasen des Atlanto-occipitalgelenkes, soweit sie feststellbar waren, wurden bereits früher geschildert (Gaupp, 1907a). Hier sei recapitulirt, dass ein einheitliches Gelenk entsteht, zwischen den ventralen Hälften der Occipitalpfeiler und der Schädelbasis einerseits und den aufsteigenden Bogenschenkeln sowie der hypochordalen Spange des Atlas andererseits. Auf Stadium 46 macht sich zuerst am Occipitalpfeiler eine lateralwärts blickende Convexität bemerkbar, an die sich die Massa lateralis atlantis mit pfannenförmiger Verbreiterung aussen vorschiebt. Jene bildet die Vorwölbung des Condylus, die sich ventralwärts auf die Pars occipitalis der Basalplatte bis zur Mittellinie fortsetzt. Durch weitere Ausbildung der Condyli wird im Laufe der Entwickelung die anfangs flache Incisura intercondyloidea tiefer.

Verhältnissmässig früh (Stadium 47) machen sich in der Occipitalregion und am Tectum posterius die ersten Anfangsstadien der Pleuro-occipitalia und des Supraoccipitale bemerkbar. Erstere entstehen als perichondrale Knochenlamellen am hinteren Umfang der Occipitalpfeiler oberhalb der Atlanto-occipitalverbindung, das letztere als eine eben solche perichondrale Knochenauflagerung am hinteren Rande des Tectum posterius. Bis zu Stadium 50, dem ältesten, in dem die fraglichen Partien erhalten sind,

kommen die Knochen über dieses erste Anfangs- oder Corticalstadium nicht hinaus; die pleuro-occipitalen Lamellen schienen hier sogar noch ganz zu fehlen oder waren doch wenigstens nicht feststellbar, und die supraoccipitale Lamelle hatte nur an Dicke zugenommen. Der von ihr bedeckte Knorpel liess erst eine geringe Vergrösserung der Knorpelhöhlen erkennen.

Das Auftreten der genannten Knochenlamellen fällt etwa zusammen mit dem der Knochenlamellen an den Bogen des Atlas und des Epistropheus, so dass auch in dieser Hinsicht die Occipitalregion sich der Wirbelsäule anschliesst. Dagegen sind auch auf Stadium 51a in den übrigen Schädelregionen nur stellenweise Spuren von Ersatzknochen-Bildung wahrzunehmen.

Chorda dorsalis. Die Chorda dorsalis tritt auf den frühesten untersuchten Stadien schon unter starker Krümmung aus der dunklen (dichten) Gewebsscheibe, die dem ersten primitiven Wirbelbogen angehört, durch die demselben folgende helle Scheibe in die basale Masse der Anlage der Occipitalregion. Durch Verknorpelung der hypochordalen Partie derselben (Stadium 43a) entsteht eine Knorpelplatte, der die Chorda, von unverknorpeltem Gewebe umgeben, aufliegt. Nur der hintere Theil dieses perichordalen Gewebes verknorpelt dann auch noch (Stadium 44) und trägt so zur Vergrösserung des Dens epistrophei bei. Im Uebrigen gehen aus den dorsalen Partien des perichordalen Gewebes die Ligg. alaria hervor. Auf den folgenden Stadien trifft man dann die Chorda auf dem occipitalen Theil der Basalplatte, auf den sie aus dem Dens epistrophei, bedeckt von den Ligg. alaria, tritt, unterhalb des Perichondriums. Der Winkel, den sie bei ihrem Uebertritt aus dem Dens auf die Schädelbasis bilden muss, wird im Laufe der Entwickelung kleiner, d. h. die Knickung der Chorda nimmt zu. Auf Stadium 48a ist ihr Querschnitt unter dem Perichondrium noch erkennbar, wenn auch schon sehr klein und flachgedrückt; auf Stadium 48 erscheint sie noch weiter reducirt, auf Stadium 50 ist sie verschwunden, doch zeigt eine Einziehung und Verdickung des Perichondriums noch ihre ursprüngliche Lage an.

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

Eine so geringe räumliche Ausdehnung die Occipitalregion auch besitzt, so knüpft sich an sie doch eine ganze Reihe von Fragen, die ein grosses Interesse darbieten. Sie mögen hier noch kurz besprochen werden.

1) Zunächst hebe ich als auf den ganzen chordalen Schädelabschnitt bezüglich hervor, dass auch bei *Echidna* keine paarigen Parachordalia gebildet werden, sondern die Basalplatte von vornherein unpaar entsteht. Das Gleiche hat kürzlich Noordenbos für mehrere Säuger: Maulwurf, Kaninchen, Rind, Schwein, festgestellt; derselbe weist zugleich darauf hin, dass auch Kölliker schon die gleiche Beobachtung gemacht habe (gemeint ist wohl die Angabe bei Kölliker, 1879, p. 436, nach der beim Kaninchen die Knorpelbildung an der gesammten Schädelbasis gleichzeitig beginnt), und dass endlich dieselbe Thatsache durch Suschkin für *Tinnunculus* festgestellt wurde. Noordenbos konnte sie unter den Vögeln für *Gallus*, *Anas*, *Larus* bestätigen, so dass sie wohl für Vögel und Säuger als Regel gelten darf, und für diese beiden Klassen jedenfalls die gewöhnliche Angabe, nach der als erste Schädeltheile im chordalen Abschnitt zwei Parachordalia auftreten sollen, keine — mindestens keine allgemeine — Gültigkeit hat.

2) Bei der Bildung der Basalplatte verknorpelt zuerst der der Occipitalregion angehörige Abschnitt, und erst wesentlich später folgt die Verknorpelung der Pars otica nach. Hierdurch schliesst sich die Occipitalregion enger an die Wirbelsäule an, als an das übrige Cranium.

3) Auch in formaler Hinsicht zeigt die Occipitalregion einige Aehnlichkeit mit einem Wirbel, indem sich auch an ihr zwei aufsteigende Seitentheile (Occipitalpfeiler) und das basale Mittelstück unterscheiden lassen. Ein Stadium, in dem diese drei Abschnitte völlig verknorpelt, aber gegen einander noch durch Bindegewebe abgesetzt gewesen wären, liess sich bei *Echidna* nicht feststellen, doch aber ergaben die Serien den Eindruck, dass die Knorpelbildung in den drei Abschnitten selbständig auftritt. Das Gleiche ist, wenigstens in dem hintersten Theil der Occipitalregion (dem sogenannten Occipitalwirbel, siehe unten) nach

FRORIEP's Schilderung auch beim Rind und ebenso nach A. WEISS bei der Ratte der Fall. Im Gegensatz dazu schreibt NOORDENBOS, dass bei *Talpa* die aufsteigenden Theile der Occipitalregion im Anschluss an den basalen Abschnitt auswachsen. NOORDENBOS sieht darin ein Moment, das gegen die Vergleichbarkeit der Occipitalregion mit einem Abschnitt der Wirbelsäule spreche. Angesichts der erwähnten, von der NOORDENBOS'schen Angabe abweichenden Darstellungen verliert das Argument aber, das an sich überhaupt ganz willkürlich ist, seine Beweiskraft. (Beim Kaninchen verknorpeln nach NOORDENBOS zuerst die Seitentheile der Occipitalregion, wachsen sich dann einander entgegen und verschmelzen, um den Occipitaltheil der Basalplatte zu bilden. Es sind also hier alle möglichen Arten der Verknorpelung beschrieben worden, die — die Richtigkeit der Beschreibungen vorausgesetzt — nur einen neuen Beweis dafür bieten, wie wenig auf den Modus der Verknorpelung zu geben ist.)

4) Für die Frage nach der einstigen Metamerie der Occipitalregion bietet die Ontogenese der Region bei *Echidna* keinerlei neue Anhaltspunkte, ja, es erscheinen sogar diesbezügliche Spuren, die bei anderen Säugern noch vorhanden sind, hier bei *Echidna* verwischt.

Bekanntlich basiren unsere bisherigen Kenntnisse und Vorstellungen von der Occipitalregion der Säuger in erster Linie auf den grundlegenden Untersuchungen von FRORIEP (1886), nach denen bei Rindsembryonen die Occipitalregion aus der Einschmelzung von vier Skeletmetameren entsteht: einem hinteren, das sich vor der Einschmelzung zu einem selbständigen Wirbel, dem Occipitalwirbel, entwickelt, und drei vorderen, die schon in der ersten Anlage zu einem einheitlichen und die Metamerie nur noch spurweise erkennen lassenden Skeletabschnitt, dem scheinbar ungegliederten Abschnitt des Occipitalskeletes, zusammengeflossen auftreten. An jedem der beiden Abschnitte, dem Occipitalwirbel wie dem scheinbar ungegliederten Abschnitt, sind ein Körper- und ein Bogengebiet unterscheidbar, die gegen einander durch die Austrittsstellen der drei den Hypoglossus zusammensetzenden spino-occipitalen Nerven abgegrenzt werden. Die Nervenaustrittsstellen grenzen zugleich die vier metameren Componenten des Seitentheils der Region gegen einander ab, von denen das hinterste den caudalen, das vorderste den rostralen Abschluss der Region bildet. Letzteres trennt die vorderste Hypoglossuswurzel von dem Foramen jugulare und damit von der Vagusgruppe. (Der Umstand, dass der Seitentheil der Occipitalregion der Gnathostomen sich auf Grund der Untersuchung zahlreicher Formen als ein metamerer Abschnitt erwiesen hat, war ja für mich die Veranlassung, ihn als Occipitalpfeiler zu bezeichnen, da die vielfach gebräuchliche Benennung „Occipitalbogen" leicht die Vorstellung erweckt, als ob es sich um das Aequivalent eines Wirbelbogens handle.)

Bei *Echidna* liegen die Dinge anders, als FRORIEP für Rindsembryonen geschildert hat. Die Unterscheidung eines Occipitalwirbels und eines scheinbar ungegliederten Abschnittes der Occipitalregion ist nicht möglich; der ganze Skelettheil, sowohl sein basaler wie die beiden Seitentheile, entsteht einheitlich, und auch die Nerven geben keinen Anhalt für die Annahme einer Gliederung, da schon auf dem frühesten Stadium die Wurzelbündel des Hypoglossus nach ihrer Vereinigung sich rostralwärts zu dem Foramen jugulare begeben, das auf der Grenze zwischen der Ohrkapsel und dem Occipitalpfeiler, also vor dem Seitentheil der Occipitalregion, liegt.

Dieses eben erwähnte Verhalten des Hypoglossus, auf das noch zurückzukommen sein wird, lehrt nun aber mit Sicherheit, dass bei *Echidna* in der fraglichen Gegend nicht mehr ursprüngliche Zustände vorliegen. Und ausserdem erwies sich das untersuchte Material für die jüngeren Stadien als nicht ausreichend; aus der Einheitlichkeit der Verknorpelung aber zu folgern, dass das verknorpelnde Material niemals gegliedert gewesen sein könnte, halte ich nicht für angängig. Somit wäre es vorschnell, das bei *Echidna* erhaltene negative Resultat ohne Weiteres in dem Sinne zu deuten, dass bei den Säugern resp. ihren Vorfahren eine Metamerie der Occipitalregion überhaupt nie bestanden haben könne. Das positive Ergebniss FRORIEP's beim Rind spricht für die Annahme einer einstigen Metamerie, und auch WEISS hat bei der Ratte einen „Occipitalwirbel" im Sinne FRORIEP's beschrieben, der von dem davor gelegenen

„scheinbar ungegliederten" und selbständig verknorpelnden Abschnitt der Hinterhauptsanlage auch nach der Verknorpelung noch abgrenzbar ist.

Kann somit das Fehlen directer für die einstige Metamerie der Occipitalregion sprechender Zeugnisse bei *Echidna* nicht ohne weiteres als Grund gegen die Vergleichbarkeit der genannten Region mit einem Abschnitt der Wirbelsäule angeführt werden, so sprechen andererseits die unter 2) und 3) genannten Momente direct für diesen Vergleich.

5) Der Basaltheil der Occipitalregion entsteht bei *Echidna* hypochordal, und das Gleiche ist nach A. Weiss (1901) bei der Ratte, nach Noordenbos (1905) bei *Talpa* und, wie ich selbst hinzufügen kann, auch beim Kaninchen und bei *Didelphys* der Fall. Wie ich schon in meiner früheren *Echidna*-Arbeit erwähnte, ist es A. Weiss, der diese Thatsache zuerst mit Bestimmtheit ausgesprochen und die Schlussfolgerung daran geknüpft hat: „dass bei der Ratte nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ohne Körper als Occipitalwirbel in den Schädel einbezogen wird." Weiss hat aber bei der Ratte auch noch die weitere Beobachtung gemacht, dass sich hier in dem zu dem „Occipitalbogen" gehörigen Körpergebiet ein rudimentärer Wirbelkörper entwickelt, der jedoch nicht in den Schädel aufgenommen wird, sondern mit dem Körper des ersten Halswirbels verschmilzt und dann die Spitze des Dens epistrophei bildet. Bei *Echidna* vermochte ich einen solchen selbständigen rudimentären Wirbelkörper nicht abzugrenzen, doch wurde (in meiner früheren Arbeit) erwähnt, dass sich der Dens auf Kosten der Gewebsmasse, die dorsal von der ventralen Verbindungsspange zwischen beiden Occipitalpfeilern liegt, vergrössert. Weiss legt noch darauf Werth, dass die ventrale Verbindungsspange zwischen den beiden Bogen des „Occipitalwirbels" bei der Ratte aus einer dunklen Sklerotomhälfte stammt, d. h. aus einer Querscheibe, die einem primitiven Wirbelbogen angehört, so dass schon dadurch ihr Vergleich mit einem Wirbelkörper ausgeschlossen sei.

An der oben angegebenen Stelle habe ich dann die Gründe zusammengestellt, die die Auffassung nahelegen, dass die Basis der Occipitalregion der Amnioten in ihrem hinteren Abschnitt überhaupt nur hypochordalen Spangen gleichzusetzen sei. Darauf will ich hier nicht noch einmal eingehen, und nur noch einen Punkt zur Sprache bringen, der sich jener Auffassung nicht fügt: nämlich die Ontogenese der Occipitalregion des Rindes, wie Froriep sie beschrieben hat. Hier bildet sich nämlich der hintere Theil der occipitalen Schädelbasis wie ein richtiger Wirbelkörper, d. h. durch Verknorpelung des die Chorda umgebenden „Körpergebietes", das caudal von dem „primitiven Occipital-Wirbelbogen" liegt. Der so entstandene occipitale Wirbelkörper fliesst sofort mit dem im Körperbezirk des „scheinbar ungegliederten Abschnittes" ebenfalls perichordal auftretenden Knorpelgewebe zusammen und verschmilzt später auch mit den beiden selbständig verknorpelnden Bogenhälften. Eine hypochordale Spange kommt nach Froriep dem Occipitalwirbel zwar zu, ist aber von vorübergehender Existenz und Bedeutung. Auf diese Weise wird die Chorda beim Rindsembryo in die Pars occipitalis der Basalplatte vollkommen eingeschlossen.

Danach steht die beachtenswerthe Thatsache fest, dass die Entwickelung der Occipitalregion beim Rind sich wesentlich anders vollzieht, als bei der Ratte und bei *Echidna*, und es wird sich die Nothwendigkeit ergeben, noch zahlreichere Säuger in dieser Hinsicht zu untersuchen, um eine Erklärung dieser Verschiedenheiten zu finden.

Wie aber auch immer sich diese Frage lösen, und die Entscheidung über die von mir ausgesprochene Vorstellung sich gestalten möge, so ist so viel wohl sicher, dass die Ausschaltung der Chorda dorsalis aus der Basis der Occipitalregion und die rein hypochordale Lage der letzteren niemals einen Grund gegen die Auffassung der Occipitalregion als eines ehemals vertebralen Skeletabschnittes abgeben kann, wie das Noordenbos (1905) meint. Wenn Noordenbos sagt: „Niemals jedoch tritt ein derartiger Vorgang bei den Wirbeln auf. Bei keinem Wirbelthier besteht das Corpus vertebrae aus einer Spange nur an der ventralen oder nur

an der dorsalen Seite der Chorda" — so hat er erstens nicht an den Atlas der Amnioten gedacht und an die Möglichkeit, dass die Occipitalregion der Amnioten ebenfalls aus solchen Wirbeln vom Charakter des Atlas entstanden sein könnte, und zweitens scheint es ihm unbekannt gewesen zu sein, dass bei den Anuren ein „epichordaler" Typus der Wirbelbildung vorkommt, bei dem die Chorda dadurch, dass die beiderseitigen Wirbelbogen sich dorsal von ihr vereinigen, von der Betheiligung an der Wirbelbildung ausgeschlossen wird (Dugès 1835, Gegenbaur 1862; siehe auch Gadow 1896 und Schauinsland 1905). Das Verhalten der Chorda zur Basis der Occipitalregion kann somit nicht als ein Moment angeführt werden, das die Vergleichbarkeit der Occipitalregion mit einem Abschnitt der Wirbelsäule unmöglich machte.

6) Der Vollständigkeit halber sei hier auch noch einmal kurz hingewiesen auf das Verhalten der Condyli occipitales und der Kopfgelenke, beides Punkte, die ich in meinem früheren Aufsatz eingehend erörtert habe. Man kann bei *Echidna* von einem einheitlichen, aber gespaltenen Condylus (Condylus bifidus) reden, der eine Mittelform zwischen dem Condylus simplex der Sauropsiden und dem typischen Condylus duplex der Säuger bildet und so die Entstehung des letzteren aus dem ersteren verständlich macht. Dem primitiven Charakter, der sich darin äussert, entspricht die Einheitlichkeit des Atlanto-occipitalgelenkes und der Zusammenfluss desselben mit dem ebenfalls einheitlichen Altanto-epistrophicalgelenk.

7) Im Anschluss hieran hebe ich auch noch einmal die Thatsache hervor, dass am ausgebildeten *Echidna*-Schädel das Basioccipitale eine recht beträchtliche Breite besitzt und so auch den ganzen Vorderrand der Incisura intercondyloidea (des basalen Theiles des Foramen occipitale magnum) bildet. Auf dieses Verhalten habe ich schon in meiner Arbeit über die Kopfgelenke von *Echidna* Werth gelegt, indem ich die Ansicht vertrat, dass wir auch für die Ableitung des Säugerschädels von Formen ausgehen müssen, bei denen sich das Basioccipitale am Hinterrande der Schädelbasis in entsprechender Anordnung zwischen den beiden Pleurooccipitalia befindet, nicht aber von solchen, bei denen es, wie etwa bei den Schildkröten, von den beiden Pleurooccipitalia überlagert wird. Bei *Echidna* ist der Antheil, den das Basioccipitale an der Bildung der beiden Condylen nimmt, ein beträchtlicher, und von diesem Zustand müssen wir als von dem ursprünglichen ausgehen.

8) Endlich ist nun noch auf die schon oben berührte Besonderheit, wohl die auffallendste, die die Occipitalregion von *Echnida* zeigt, einzugehen: den Mangel von selbständigen Foramina spino-occipitalia (For. hypoglossi). Die Hypoglossuswurzeln treten, und zwar schon auf dem jüngsten mir zur Verfügung stehenden Stadium, durch das Foramen jugulare, zusammen mit dem Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius aus. Für das erwachsene Thier ist diese Thatsache schon länger bekannt; sie findet sich angeführt bei Ch. Westling (1889), W. Beck (1895), Fürbringer (1897). Unter den Säugern scheint sie sich ausserdem nur noch bei *Ornithorhynchus* zu finden, somit eine Besonderheit der Monotremen zu sein. Dagegen wird sie für einige Reptilien angegeben. So für *Varanus bengalensis* und, wenigstens bezüglich der vordersten Hypoglossuswurzel, für *Istiurus amboinensis* (J. G. Fischer 1852). Auch für die Krokodile (*Crocodilus biporcatus*, *Cr. acutus* und *Alligator punctulatus*) hat J. G. Fischer einen gemeinsamen Durchtritt des Hypoglossus mit dem Vagus durch das Foramen jugulare angegeben, doch ist es zweifelhaft, ob diese Angabe wirklich für eine der genannten Formen zutrifft. Parker (1883) beschreibt für *Crocodilus palustris* eine selbständige Hypoglossusöffnung, ich selbst (1905b) fand bei *Cr. biporcatus* deren zwei, und auch bei *Jacare sclerops* hat Fürbringer (1897) zwei festgestelt. Der letztgenannte Autor fand überhaupt bei allen von ihm untersuchten Sauropsiden selbständige Hypoglossusforamina, die vom Foramen jugulare verschieden weit getrennt waren. Jedenfalls ist diese Trennung der Foramina hypoglossi vom For. jugulare auch bei den Sauropsiden die Regel (ob *Varanus bengalensis* und *Istiurus amboinensis* davon wirklich eine Ausnahme machen, bleibt noch festzustellen), und auch für die Vorfahren der Monotremen ist das Vorhandensein

getrennter Nervenlöcher anzunehmen. Worauf ihre Verschmelzung bei den Monotremen beruht, entzieht sich einstweilen noch der Kenntniss, und nur das lässt sich aus dem Verhalten bei *Echidna* erkennen, dass es der Hypoglossus gewesen ist, der sich dem Vagus angeschlossen hat, aber nicht umgekehrt. Denn das gemeinsame Foramen entspricht durch seine Lage zwischen der Ohrkapsel und dem Occipitalpfeiler durchaus dem Foramen metoticum oder For. jugulare, wie es kurzweg genannt zu werden pflegt. Man muss also annehmen, dass der Hypoglossus in der Stammesgeschichte der Monotremen rostralwärts gewandert ist, ein Process, der sich, wenn seine verschiedenen Etappen fixirt vorhanden wären, in einer allmählichen Annäherung des Hypoglossusforamen an das For. jugulare äussern müsste. Ontogenetisch wird, wie bemerkt, dieser anzunehmende Entwickelungsgang nicht mehr repetirt.

Es ist hier, auch mit Rücksicht auf die später zu besprechende Fissura pseudooptica, wohl am Platze, einen allgemeinen Blick auf die Verschiebungen der Nervenaustrittsstellen am Schädel zu werfen. Für solche Verschiebungen lassen sich genug Beispiele anführen. So das verschiedenartige Verhalten des Glossopharyngeus, Facialis und Abducens in der Wirbelthierreihe. Der Glossopharyngeus zeigt in dieser nicht weniger als dreierlei verschiedene Arten des Verhaltens: er kann durch die Ohrkapsel treten, oder hinter derselben durch ein besonderes Foramen oder endlich mit dem Vagus durch das For. jugulare. Ganz Entsprechendes gilt für den Facialis: auch er tritt in manchen Fällen durch die Ohrkapsel, in anderen durch ein besonderes vor dieser gelegenes Foramen faciale, in noch anderen mit dem Trigeminus durch das Foramen prooticum. Der Abducens endlich besitzt entweder sein besonderes Foramen im vordersten Theil der Basalplatte oder er tritt ebenfalls mit dem Trigeminus durch das Foramen prooticum. Bei dem geringen Interesse, dessen sich die Schädelmorphologie erfreut, hat man auf diese Dinge bisher sehr wenig geachtet, und es lässt sich in vielen Fällen noch gar nicht sagen, wie die verschiedenen Zustände an einander zu reihen sind. So viel geht aber aus den Thatsachen hervor, dass ein Nerv die Richtung, in der er aus dem Cavum cranii austritt, und die Stelle, an der dies geschieht, verändern kann, und es ist nicht schwer, sich klar zu machen, dass der Anstoss dazu extra und intra cranium gelegen sein kann: ausserhalb des Schädels, wenn das Endgebiet des Nerven eine topographische Verschiebung erleidet — innerhalb des Schädels, wenn das Gleiche mit dem Gehirn aus irgend einem Grunde der Fall ist, oder wenn die Abgangsstelle des Nerven vom Gehirn sich verschiebt. Dabei können denn auch Verschmelzungen von früher getrennten Oeffnungen erfolgen. Ueber die dabei möglichen Vorkommnisse habe ich mich früher schon einmal ausgesprochen (1900, p. 502, Anm.): „Dabei könnte es natürlich vorkommen, dass zwei Foramina auf einander zuwandern, und das neu entstehende gemeinsame Foramen etwa halbwegs zwischen den Orten der beiden ursprünglichen Foramina liegt. Meist aber wird wohl das eine Foramen (z. B. a) in seiner Lage mehr oder minder unverändert bleiben, und nur das andere (b) auf jenes hinwandern. In letzterem Falle wird das neu entstehende gemeinsame Foramen doch wohl richtiger mit dem Namen des an Ort und Stelle liegen gebliebenen Foramen (a) bezeichnet, und gesagt, dass diesem sich das andere „angeschlossen" habe. Durch diese Ueberlegung wird es verständlich, dass die Natur des austretenden Gebildes nicht immer die richtige (topographisch richtige) Definition einer Oeffnung begründet. Wo die Vereinigung zweier ursprünglich getrennten Oeffnungen nicht durch Wanderung, sondern durch starke Vergrösserung der einen zu Stande kommt, wird der Name der gemeinsamen Oeffnung wohl am richtigsten dieser vergrösserten nachgebildet."

Unter Zugrundelegung dieser Gesichtspunkte möchte ich dem Foramen jugulare auch bei *Echidna* diesen seinen Namen lassen, trotzdem man ja annehmen muss, dass ein Hypoglossusforamen oder deren mehrere mit ihm verschmolzen sind. Von den übrigen Säugern ist, wie schon bemerkt, eine solche Verschmelzung der genannten Foramina bisher nicht bekannt, wohl aber bestehen auch bei ihnen vielfach Anzeichen, die auf ein rostralwärts gerichtetes Vorrücken des Hypoglossus hinweisen, und bei *Sus* sowie einigen Carnivoren (namentlich Hyaenidae und Felidae) liegt nach FÜRBRINGER (1897) das Foramen (resp. die Foramina) hypoglossi dem Foramen vagi sehr benachbart, wenn auch immer noch durch eine schmale Knochenspange von ihm getrennt. Bei genauerem Zusehen wird sich wohl auch noch ein Verständniss für diese Wanderung des Hypoglossusaustrittes und die sie bedingenden Momente gewinnen lassen.

Noch von einem ganz allgemeinen Gesichtspunkte aus verdient das Verhalten des Hypoglossus der Monotremen Beachtung: es zeigt, dass bei der Verwerthung der Nervenaustrittsstellen zur Bestimmung der Natur gewisser Abschnitte des Knorpelschädels Vorsicht geboten ist. Ein Gebiet des Knorpelschädels ist nicht in allen Fällen und nicht allein durch die topographische Beziehung, die es zu den Nerven besitzt, in seiner Natur bestimmt; im concreten Einzelfalle müssen neben diesen an sich gewiss sehr werthvollen Beziehungen noch, wenn möglich, andere Momente zur Entscheidung herangezogen werden.

3. Oticalregion.

Gang der Entwickelung.

In den beiden ersten Stadien (No. 40 und 41) findet sich in der Labyrinthregion nur lockeres embryonales Bindegewebe, dessen subcerebral gelegener medialer Abschnitt von der Chorda dorsalis durchsetzt wird, und in dessen lateral vom Gehirn gelegenen Partien die Ohrblasen eingelagert sind. Die Chorda setzt sich in ihm bis in die Nähe des blinden Endes der RATHKE'schen Tasche fort. Der Beginn der Differenzirung zeigt sich auf Stadium 42. Das ventral vom Gehirn gelegene Gewebe sondert sich in zwei Schichten, eine dorsale lockere und eine ventrale verdichtete, die bis zum Epithel des Munddaches reicht. Die letztere bildet sich hauptsächlich ventral von der Chorda, die an ihrem Dorsalumfang nur von einer dünnen Lage verdichteten Gewebes bedeckt wird. Gleichzeitig mit dieser Differenzirung des subcerebralen Gewebes vollzieht sich auch eine solche in der Umgebung der jetzt noch sehr einfach gestalteten Ohrblase. Hauptsächlich am lateralen und caudalen Umfang derselben erfolgt eine stärkere Verdichtung des umgebenden Gewebes zu einer Masse, die nur ganz dorsal-rostral auch schon etwas auf den medialen Umfang der Ohrblase übergreift. Im Uebrigen bewahrt das hier (medial) gelegene und das Ganglion acusticofaciale enthaltende Gewebe vorläufig noch ganz seinen ursprünglichen lockeren Charakter. Die Verdichtung am lateral-caudalen Umfang der Ohrblase bildet vorläufig noch keine von der Umgebung scharf begrenzte Schicht und stellt auch nicht bloss die Anlage der Ohrkapsel dar, sondern, da sie bis dicht an die Ohrblase heranreicht, zum mindesten auch die Anlage der Bindegewebswand des häutigen Labyrinthes sowie des perilymphatischen Gewebes. Da sie aber auch lateralwärts keine scharfe Begrenzung besitzt, stellenweise auch viel dicker ist, als der späteren Knorpelkapsel entspricht, ja sogar bis an das Ektoderm der Kopfseitenfläche reicht, so folgt daraus, dass es nicht berechtigt ist, alles, was aus ihr hervorgeht, ohne weiteres als zur Ohrkapsel gehörig zu bezeichnen. Das gilt unter anderem für den Stapes (siehe diesen). Jene verdichtete Gewebsmasse stellt also ein Blastem dar, das noch vielerlei verschiedene Anlagen in sich vereinigt.

Einen besonderen Werth habe ich schon im ersten Theil auf die Thatsache gelegt, dass der ventrale blinde Zipfel der Pars inferior des häutigen Labyrinthes auf diesem Stadium noch von einem etwas mehr lockeren Gewebe umgeben wird, das lediglich als eine laterale Ausbreitung der parachordalen Gewebsmasse erscheint. Geht dieses Gewebe auch in das höher oben am lateralen Umfang des Labyrinthes befindliche über, so ist es doch durch den mehr lockeren Charakter von ihm unterschieden und gestattet, wie ich glaube, den Schluss, dass der basale Theil der Ohrkapsel in engerer genetischer Beziehung zu der Basalplatte steht.

Gleichzeitig mit der Verdichtung des Gewebes am lateralen Umfang der Ohrblase erfolgt eine solche auch oberhalb der letzteren, so dass hier eine dem Ektoderm direct anliegende Platte entsteht, die weiterhin zum Mutterboden der Lamina supracapsularis wird. Hierauf wird später eingegangen werden.

Die Stadien 43 und 43a bedingen an dem geschilderten Zustand keine Veränderung, doch macht die Entwickelung der Ohrblase in dieser Zeit grosse Fortschritte (siehe die Darstellung von ALEXANDER). Endlich, nachdem an der Ohrblase die wichtigsten Differenzirungen erfolgt sind (Stadium 44), beginnt auch in der Labyrinthregion die Knorpelbildung. Es wird sich nun empfehlen, die einzelnen in Betracht kommenden Theile für sich zu behandeln. Dieses sind: die Pars otica der Basalplatte, die Ohrkapseln, die Supracapsularplatten und das Tectum posterius.

Die Pars otica der Basalplatte geht aus der Verknorpelung der oben erwähnten subcerebralen Gewebsverdichtung der Labyrinthregion hervor. Doch verknorpelt diese Schicht nicht in ganzer Dicke: ihre ventralen Partien lockern sich wieder auf und bilden dann eine Trennungsschicht zwischen dem Epithel

des Munddaches und der Knorpelplatte. Wie die Verknorpelung der letzteren beginnt, ist auf Grund des vorliegenden Materials nicht zu sagen. Auf Stadium 44 ist die Platte nicht nur selbst bereits gut verknorpelt, sondern hängt auch schon homocontinuirlich mit der bereits früher vorhandenen Pars occipitalis der Basalplatte zusammen. Dagegen ist rostral eine deutliche Grenze gegen den basalen Knorpel in der Orbitotemporalregion gegeben: gegen diese begrenzt sich die Basalplatte durch eine noch unverknorpelte quere Gewebszone, durch die hindurch die beiden inneren Carotiden in den Schädelraum eindringen. Die Basalplatte selbst hört an dieser Grenzzone mit einem queren Rande auf, geht aber hier schon jetzt in zwei lateralwärts gerichtete kurze Fortsätze über, die jederseits den vorderen Umfang des Ductus cochlearis umgreifen. Mit anderen Worten: es hat sich bereits auf diesem Stadium die Verknorpelung jederseits eine Strecke weit auf den vordersten Theil des Gewebes fortgesetzt, in das der Ductus cochlearis eingebettet ist. Und zwar hängt dieser so gebildete Knorpelstreifen durchaus mit der Basalplatte zusammen. Letztere zeigt im Uebrigen zwischen den beiderseitigen Ductus cochleares eine sehr bedeutende Verschmälerung in transversaler Richtung.

Was die Lage zur Chorda dorsalis anlangt, so bildet sich auch die Pars otica der Basalplatte im Wesentlichen hypochordal, wie die Pars occipitalis der Platte. Die Chorda dorsalis selbst liegt somit nach der Verknorpelung der Platte unter dem dorsalen Perichondrium derselben auf dem Knorpel, und nur ihr vorderer Abschnitt senkt sich etwas tiefer in den letzteren ein, ohne jedoch von ihm dorsal überwachsen zu werden. Es bildet sich somit auch kein Dorsum sellae; das Mittelhirnpolster bleibt durchaus unverknorpelt.

Das letzte Schicksal der Pars otica der Basalplatte ist, dass sie als vorderer Theil des Basioccipitale verknöchert. Die basisphenoidale Ossification dringt, nach Bemmelen's Darstellung, nicht in sie ein. Wie die Ossification erfolgt, ist unbekannt; auch Stadium 51a zeigte zwar schon gewisse Veränderungen des Knorpels, aber noch keine perichondralen Knochenauflagerungen.

Die Chorda dorsalis selbst tritt mit ihrem vordersten Ende aus der Basalplatte heraus in das lockere Gewebe am hinteren Umfang der Hypophyse und endet hier. Irgend welche Anschwellungen, wie sie bei anderen Säugern beschrieben worden sind, zeigt die Schädelchorda von *Echidna* nicht. Das Zugrundegehen der Chorda erfolgt im Laufe der weiteren Entwickelung nicht, wie es sonst vielfach beschrieben ist, durch Reduction vom vorderen Ende aus, sondern setzt an verschiedenen Stellen gleichzeitig ein, so dass die Chorda in mehrere Stücke zerfällt. Wenigstens zeigt Stadium 48a drei solcher bereits von einander isolirter Stücke, wobei das vorderste immer noch bis in die Fossa hypophyseos und an den hinteren Umfang der Hypophysis reicht. Der Chordaquerschnitt hat auf diesem Stadium allerdings schon sehr abgenommen. Auf Stadium 50 ist die Chorda auch in der Oticalregion in der Hauptsache verschwunden, nur ein vorderstes kurzes Stück, das sich mit seiner Spitze geradezu in die Hypophyse eingräbt, ist noch vorhanden. Ein Rest dieses vordersten Stückes besteht sogar noch auf Stadium 51a, dem ältesten, das mir zur Verfügung steht.

Die Verknorpelung der Ohrkapsel beginnt im Stadium 44, zu einer Zeit, wo sich am häutigen Labyrinth die wesentlichsten Theile ausgebildet haben. Vor allem haben sich um diese Zeit die drei Bogengänge, die noch auf dem Stadium 43 und 43a durch taschenförmige Plicae semicirculares repräsentirt waren und als solche in weiter Communication mit dem Vestibulum standen, abgeschnürt; die Pars inferior ist zu einem langen Ductus cochlearis ausgewachsen, der an seinem, ganz basal in der Nähe der Chorda dorsalis gelegenen Ende bereits den ersten Anfang einer Windung zeigt. Die Bildung der Knorpelkapsel erfolgt theils ganz selbständig, theils im Anschluss an die Basalplatte, aus den in der Umgebung des häutigen Labyrinthes gelegenen Blastemmassen, die früher geschildert wurden, und in der Weise, dass die innersten, d. h. dem epithelialen Labyrinth direct anliegenden Partien dieser Massen nicht verknorpeln. Sie geben offenbar das Material für die spätere Bindegewebswand des häutigen Labyrinthes sowie für das perilym-

phatische Gewebe. Auch sonst werden nicht die ganzen Blastemmassen, die am lateralen Umfang der Ohrblase sich verdichtet hatten, zur Bildung der Knorpelkapsel aufgebraucht, wie oben (p. 676) schon angedeutet wurde; es differenzirt sich vielmehr jetzt erst die skeletbildende periotische Schicht aus der früheren Masse heraus.

Die selbständige Verknorpelung beginnt am lateralen Umfang der Pars superior des Labyrinthes, oberhalb des lateralen Bogenganges, und setzt sich von hier aus fort. Von der zuerst entstehenden Knorpelschale werden zunächst die drei Bogengänge lateral umschlossen, frühzeitig entsteht auch in Zusammenhang mit der Seitenwand eine Hinterwand der Pars superior, die von vornherein sowohl in der transversalen wie in der verticalen Richtung sehr vollständig ist, sowie eine Vorderwand, die aber anfangs in transversaler Richtung eine nur geringe Ausdehnung besitzt und wesentlich auf den vorderen Umfang des vorderen Bogenganges beschränkt bleibt. Erst später bildet sie sich medialwärts weiter. Von dieser Vorderwand greift die Knorpelbildung auch frühzeitig auf den medialen Umfang des oberen Theiles vom vorderen Bogengang über, während im Uebrigen die mediale Wand der Ohrkapsel diejenige ist, die am letzten vollständig wird. Auch ein dorsaler Abschluss der Ohrkapsel erfolgt später als die Bildung der Seiten-, Vorder- und Hinterwand der Pars superior.

Ziemlich gleichzeitig mit der lateralen Kapselwand verknorpeln dagegen die Crista parotica, eine Leiste, die sich unmittelbar an die Seitenwand anschliesst und über den unteren Rand derselben (der dem lateralen Bogengang entspricht) ventralwärts vorspringt, sowie die dicke Gewebsmasse, die den körperlichen Winkel zwischen den drei Bogengängen ausfüllt, und die ich als Massa angularis bezeichnet habe. Sie geradezu als den Ausgangspunkt für die Verknorpelung der Ohrkapsel zu bezeichnen, wie Alexander es thut, geht wohl zu weit, aber in der That verknorpelt sie auch sehr frühzeitig. Dagegen setzt sich erst etwas später die Verknorpelung auf die Gewebsmassen fort, die die Concavitäten der drei Bogengänge ausfüllen. Aus ihrer partiellen Verknorpelung gehen die drei Septa semicircularia hervor, d. h. Leisten, um die sich die drei Bogengänge herumschlagen (Stadium 46). Mit seinem einen Ende wurzelt ein jedes Septum in der Massa angularis; was die anderen Enden anlangt, so geht das des horizontal gelegenen Septum semicirculare anterius in den Knorpel über, der schon ziemlich frühzeitig am medialen Umfang des vorderen Bogenganges auftritt, das des ebenfalls horizontalen Septum semicirculare posterius erstreckt sich zu der Stelle, wo die laterale Wand der Pars superior capsulae auditivae in die hintere Wand übergeht, das des vertical stehenden Septum semicirculare laterale endlich geht zu der ventralen Wand des lateralen Bogenganges. Durch diese drei Septa werden drei Cava semicircularia von dem Cavum vestibulare commune unvollkommen abgetrennt, unvollkommen, denn am Vorder- und am Hinterrand seines Septums mündet natürlich ein jedes Cavum in den gemeinsamen Vestibularraum ein. (S. die Abbildungen der Septa in Figg. 11 u. 12 der Taf. LXXI.)

Die geschilderte, in der Umgebung der Pars superior des häutigen Labyrinthes selbständig entstehende periotische Kapsel besitzt schon auf Stadium 44 (dem frühesten, auf dem sie vorhanden ist) einen gewissen Halt dadurch, dass sich die Supracapsularplatte, die sich ihrem Dorsalrand anschliesst, mit dem oberen Abschnitt des Occipitalpfeilers verbindet. Diese Verwachsung schreitet weiterhin ventralwärts vor, und schon auf Stadium 45 ist der Occipitalpfeiler auch mit der oberen Partie der Ohrkapsel selbst knorpelig verbunden. Etwas später bildet sich auch nach vorn hin eine Verbindung aus, und zwar durch die Commissura orbitoparietalis mit der Ala orbitalis. Auch diese Commissur bildet sich zuerst zwischen der Supracapsularplatte und der Ala orbitalis (Stadium 45), dehnt sich dann aber weiter ventralwärts längs der Pars superior der Ohrkapsel aus (Stadium 46), diese mit einem besonders tief herabreichenden Limbus praecapsularis umsäumend.

Mit der Basalplatte steht die Knorpelschale um den oberen Labyrinthabschnitt anfangs in keiner Verbindung. Eine solche bildet sich aber bald aus, und zwar durch einen Knorpelstreifen, der im Anschluss an die Hinterwand der Schale hinter dem Ganglion acusticofaciale ventralwärts wächst. Auf Stadium 44 endet er noch frei, auf Stadium 45 und 45a hat er sich mit der Basalplatte verbunden. Er liegt vor der Vagusgruppe und begrenzt somit das Foramen jugulare von vorn her.

Diese Leiste, die NOORDENBOS als Synchondrosis basi-vestibularis bezeichnet hat, und die ich lieber Commissura basi-vestibularis nennen will, stellt die erste Verbindung der selbständigen periotischen Kapsel mit der Basalplatte her und bildet zugleich einen frühzeitig auftretenden Knorpelwandbezirk am medialen Umfang der Pars inferior labyrinthi. Noch an einer anderen Stelle tritt in der Umgebung der letzteren schon frühzeitig Knorpel auf: am vorderen Umfang des blinden Endes des Ductus cochlearis. Das Gewebe, in das letzteres eingebettet ist, schliesst sich unmittelbar an die Basalplatte an, und von dieser aus findet man schon auf Stadium 44 die Verknorpelung auf den vorderen Umfang der Pars inferior labyrinthi fortgesetzt. Eine Verbindung dieses Knorpels etwa mit dem periotischen Knorpel, der an der Pars superior selbständig auftritt, ist anfangs schlechterdings nicht vorhanden. Etwas später finde ich dann Knorpelbildung auch in dem Gewebe auftreten, das am ventralen Umfang des ganzen Labyrinthes gelegen ist und mit dem Seitenrand der Basalplatte zusammenhängt. Auch dieser Knorpel hat mit dem selbständig entstandenen periotischen Knorpel nichts zu thun; eher könnte man ihn in Beziehung bringen zu dem Knorpel der Basalplatte, mit dem er schon auf Stadium 45, dem ersten, auf dem er überhaupt feststellbar ist, zusammenhängt. Welchen Gang die weitere Umschliessung der Pars inferior labyrinthi mit Knorpel nimmt, ist aus den Serien nicht zu entnehmen, da das Stadium 46 den unteren Theil der Knorpelkapsel bereits vollständig gebildet und einerseits mit der Basalplatte, andererseits mit dem oberen Theil der Knorpelkapsel in homocontinuirlichem Zusammenhang zeigt. Da aber das Stadium 45 die Knorpelbildung am ventralen Umfang (dem Boden) des Labyrinthes im Gange befindlich zeigt und von hier aus auch schon auf den lateralen, vorderen und hinteren Umfang der Pars inferior übergreifend erkennen lässt, so kann wohl mit ziemlicher Bestimmtheit angenommen werden, dass die Bildung der Pars inferior der Knorpelkapsel zum Theil jedenfalls von ventral nach dorsal erfolgt, und dass die Knorpelbildung nicht einfach von der Pars superior aus sich auf die P. inferior fortsetzt — von der oben erwähnten Knorpelleiste am medialen Umfang hinter dem Ganglion acusticofaciale natürlich abgesehen.

Bei der Verknorpelung der Hinterwand der Pars inferior der Kapsel wird eine Lücke, die Fenestra cochleae, ausgespart und bleibt nur bindegewebig geschlossen. Anfangs in verticaler Richtung sehr ausgedehnt, wird sie später mehr eingeengt. Ihre vordere Begrenzung bildet die Commissura basi-vestibularis. Auch bei der Verknorpelung der lateralen Wand der unteren Kapselhälfte bleibt eine bindegewebig geschlossene Lücke bestehen, die Fenestra vestibuli. Sie entsteht da, wo der Stapes aussen der Anlage der Ohrkapsel anliegt. Der unverknorpelt bleibende Theil der Ohrkapselanlage, der sie verschliesst, bildet die Membrana opercularis.

Zwischen dem vorderen Umfang der zuerst aufgetretenen periotischen Kapsel und der neben der Basalplatte entstehenden Schneckenkapsel bildet sich vor dem N. facialis eine Knorpelbrücke, die präfaciale Commissur, deren Verknorpelung von oben nach unten erfolgt. In diesem Gebiet, d. h. vor dem Sacculus, wo der R. anterior Acustici und der Facialis von medial nach lateral verlaufen, verzögert sich die Bildung einer eigenen knorpeligen Vorderwand der Ohrkapsel, so dass hier längere Zeit hindurch (z. B. noch auf Stadium 48a, s. Taf. LXXI, Fig. 11) die präfaciale Commissur den vorderen Abschluss der Ohrkapsel in ihrem mittleren Gebiet bildet, und der Facialis, dem R. anterior des Acusticus eng benachbart, durch den so begrenzten Raum der Ohrkapsel hindurchtritt. Stadium 48 zeigt dann hinter dem

Facialis die Bildung der Vorderwand, die den letzteren aus der Ohrkapsel aus- und in einen Kanal, den primären Canalis facialis, einschliesst, der zwischen der Vorderwand der Ohrkapsel und der präfacialen Commissur nach aussen und etwas nach vorn zieht. Im Laufe der Entwickelung verlängert er sich durch Verdickung der Knorpelmassen.

Am spätesten ist die Bildung der medialen Ohrkapselwand vollendet. Noch auf Stadium 48a (Modell!) wird sie von einer grossen Lücke eingenommen, die sich durch die Pars superior und die Pars inferior erstreckt, und in der das grosse Ganglion acusticofaciale liegt, wie auch der Ductus endolymphaticus in ihrem Bereich aus dem Ohrkapselraum heraustritt. In ihrem mittleren Gebiet besitzt sie wegen des schon berührten Mangels einer Vorderwand keine eigentliche vordere Begrenzung und dehnt sich bis an die präfaciale Commissur aus. Bald (schon auf Stadium 48) schliesst sich durch fortschreitende Verknorpelung der medialen Wand der obere Theil der Lücke bis auf ein kleines Foramen endolymphaticum für den gleichnamigen Gang, und etwas später wird die noch übrig bleibende, aber immer noch beträchtliche Oeffnung durch eine hohe Knorpelbrücke in zwei über einander liegende Theile, ein Foramen acusticum superius und ein Foramen acusticum inferius für den oberen und unteren Ast des Acusticus, zerlegt. Beide liegen aber nicht in der Ebene der ursprünglichen einheitlichen Oeffnung, sondern tiefer im Ohrkapselraum, da die trennende Brücke zwar in den Vorder- und Hinterrand der ursprünglichen Oeffnung übergeht, aber gegen den Ohrkapselraum zurücktritt. Der Rand der ursprünglichen Oeffnung begrenzt so den Eingang zu einer flachen Nische, in deren Grund sich jene Knorpelbrücke und die von ihr getrennten Oeffnungen finden: dem Meatus acusticus internus. Da der Eingang zu demselben nach wie vor durch die präfaciale Commissur seine vordere Begrenzung erhält, so kommt auch der Eingang zum Facialiskanal in die Tiefe des Meatus zu liegen. Letzterer selbst wird von dem grossen Ganglion acusticofaciale eingenommen. Auf dem letzten untersuchten Stadium (51a) ist durch Verbreiterung der Knorpelbrücke im Grunde des Meatus auch noch der für den Sacculus bestimmte Acusticusast in ein besonderes kleines Foramen acust. medium eingeschlossen worden, das eine nachträgliche Abtrennung von dem For. acust. inferius darstellt. Linkerseits zeigte die Serie dieses mittlere kleine Acusticusloch noch in zwei Theile zerlegt. Wie die weitere Ausbildung dieser Gegend zu dem Zustand des erwachsenen Thieres erfolgt, wie er von ALEXANDER beschrieben ist, ist bisher nicht bekannt; da ALEXANDER von Areae cribrosae spricht, so muss wohl noch eine weitere Zerlegung der Oeffnungen erfolgen.

Bezüglich der Entstehung der Fenestra vestibuli und der Fenestra cochleae giebt ALEXANDER (1904) eine irrthümliche Darstellung. Nach dieser sollen beide Oeffnungen noch auf Stadium 47 durch eine einzige Lücke in der Knorpelwand der Ohrkapsel repräsentirt sein. Es ist nicht recht verständlich, worauf dieser Irrthum beruht: nicht nur auf Stadium 47, sondern auch schon auf Stadium 46 sind beide Oeffnungen von einander getrennt, und dass sie auf Stadium 45 noch zusammenhängen, ist die einfache Folge davon, dass hier die ganze Seiten- und ein Theil der Hinterwand der Pars inferior noch unverknorpelt sind. Mit der Verknorpelung der Seitenwand der Pars inferior wird somit auch gleich die Fenestra vestibuli allseitig knorpelig umrandet; dass aber auf früheren Stadien beide Lücken eine „gemeinsame Anlage“ besitzen, ist eigentlich selbstverständlich, da ja zu dieser Zeit nur eine zusammenhängende periotische Gewebsschicht als Vorläufer des Knorpels vorhanden ist.

Die letzten Veränderungen, die an der Ohrkapsel bis zum Stadium 51a verfolgt werden können, bestehen vor allem in einer starken Verdickung der Knorpelmassen. Dadurch werden die Septa semicircularia, die früher dünne Platten darstellten, zu dicken Massen, und das Hohlraumsystem wird mehr eingeengt. Eine weitere Zerlegung erfolgt aber nicht. Die Verdickung der Wände hat auch die schon erwähnte Verlängerung des Facialiskanales zur Folge. Als Neubildung tritt ferner eine Leiste am lateralen Umfang der Schneckenkapsel auf, an der Apertura tympanica des Can. facialis, d. h. an der äusseren Mündung des Kanales, aus der der Facialis heraustritt und nach Abgabe seines R. anterior

(R. petrosus superficialis major, der Hauptsache nach) unter scharfem Knie, dem auch Ganglienzellen eingelagert sind, nach hinten umbiegt, um in dem unter der Crista parotica gelegenen Sulcus facialis caudalwärts zu verlaufen. Unter der Apertura tympanica can. fac. entsteht, wie gesagt, eine Leiste (Crista infrafacialis), die auch am erwachsenen Schädel an der medialen Wand der Paukenhöhle auffindbar ist und die Apertura tympanica des primären Facialiskanales von unten verdeckt. Beim Verknöcherungsprocess erfährt diese Gegend wohl noch weitere Veränderungen (s. p. 646). Der Sulcus facialis unter der Crista parotica, der ausser dem N. facialis auch die V. capitis lateralis nach hinten leitet, bleibt zeitlebens eine medial-ventralwärts offene Rinne; nur an seinem hinteren Ende bildet sich ein geschlossenes Foramen stylomastoideum primitivum zum Austritt der beiden oben genannten Gebilde, unter Betheiligung des oberen Endes des Cornu hyale des Zungenbeines, das mit dem hinteren Ende der Crista parotica verschmilzt. Da sich dieses obere Endstück des Hyale später von dem übrigen Hyale abgliedert und mit dem Petrosum zusammenfliesst, so erscheint es am erwachsenen Schädel als Theil des letzteren. Ausser dem For. stylomastoideum primitivum begrenzt es mit der Schneckenkapsel noch einen zweiten Spaltraum, das Foramen craniotympanale. Genaueres hierüber siehe beim Zungenbein.

Der Crista parotica legt sich das Squamosum innig an, und nach den Serien 49 und 50 zu urtheilen, schnürt sich sogar ein Theil der Crista ab und fügt sich dem Squamosum an (s. dieses).

Endlich bleibt noch zu erwähnen, dass sich auf Stadium 51a an der Ventralfläche der Schneckenkapsel ein faserknorpeliger Querwulst (entsprechend der Insertion einer Muskelsehne) bemerkbar macht, der wohl die Grundlage des dicken queren Knochenwalles abgiebt, der am erwachsenen Schädel die Paukengrube von hinten begrenzt.

Die Paukengrube (von einer Paukenhöhle kann man bei der Flachheit des Raumes kaum reden) geht hervor aus dem Raumgebiet am ventral-lateralen Umfang der Ohrkapsel. Embryonal geht dasselbe direct in das über der Ala temporalis gelegene Cavum epiptericum über, später werden durch die Anlagerung des Pterygoids an das Petrosum beide Räume von einander getrennt, und als Rest ihrer ursprünglichen weiten Vereinigung bleibt nur die Fissura petro-pterygoidea bestehen (s. Orbitotemporalregion).

Ueber den Modus der Verknöcherung der Ohrkapsel bei *Echidna* ist bisher fast nichts bekannt; nur eine interessante Bemerkung macht Alexander (1904, p. 110): danach beginnt die Verknöcherung von dem inneren (dem Ohrkapselraum zugekehrten) Perichondrium der Knorpelkapsel aus.

Lamina supracapsularis und Tectum posterius. Wie schon oben angedeutet, findet gleichzeitig (Stadium 42) mit der Bildung der dichten Gewebsmassen am lateralen Umfang der Ohrblase auch oberhalb der letzteren eine Verdichtung des embryonalen Bindegewebes statt, das unmittelbar unter dem Ektoderm gelegen ist, und der gleiche Process der subektodermalen Blastemverdichtung lässt sich auch rostralwärts am Lateralumfang des Kopfes bis in das Gebiet der Augenblase, ja über dieselbe hinaus, verfolgen. Auch von der Ohrgegend aus caudalwärts erfolgt eine entsprechende Verdichtung des Gewebes am oberen Theil des lateralen Gehirnumfanges, doch hält sie sich hier von vornherein nicht so eng an das Ektoderm, sondern liegt etwas tiefer unter der Oberfläche, um in das obere Ende des Occipitalpfeilers überzugehen. Diese geschilderten Gewebsplatten werden der Mutterboden für Knorpelplatten, wobei nur zu bemerken ist, dass die Blastemplatten, soweit sie wenigstens dem Ektoderm direct anlagen, nicht total in Knorpel umgewandelt werden, sondern aus ihren lateralen Partien auch das Bindegewebe hervorgehen lassen, das die Knorpelplatte von dem Ektoderm trennt.

In Zusammenhang mit der lateralen Wand der Ohrkapsel verknorpelt zunächst eine Platte, die dorsal von der Kapsel die Seitenbegrenzung des Cavum cranii bildet, und deren caudale Partie sich durch einen schmäleren Knorpelstreifen an der Decke des letzteren mit der der anderen Seite in Verbindung setzt.

Ich nannte sie Supracapsularplatte, das Dach Tectum posterius. Schon das Stadium 44 zeigte das geschilderte Verhalten; selbständige Verknorpelungscentra waren weder für die Platte noch für das Dach zu constatiren. Auch bestand auf dem genannten Stadium schon eine Verbindung der Platte mit dem Occipitalpfeiler in der Weise, dass letzterer mit seinem obersten Ende in den obersten stark verschmälerten Theil der Platte überging. Der Deckenstreifen setzte somit sowohl die Supracapsularplatte wie den Occipitalpfeiler fort, wenn er auch topographisch mehr zu der ersteren zu gehören scheint. Anfangs schliesst die Supracapsularplatte mit einem vorderen Rande ab und wird nur durch eine Brücke verdichteten Gewebes mit der selbständig verknorpelten Ala orbitalis verbunden; später (Stadium 45) verknorpelt diese Brücke im Anschluss an die beiden genannten Knorpelplatten und stellt damit die knorpelige Commissura orbito-parietalis zwischen ihnen her.

Sehr viel später (Stadium 50) tritt an der Decke der Oticalregion noch eine weitere Knorpelbildung auf. Auf der Serie 49 erscheint sie als ganz isolirtes medianes Knorpelplättchen unter dem Parietale im vorderen Theil der Region, auf der Serie 50 steht die Platte durch dünne Knorpelbrücken mit den beiderseitigen Supracapsularplatten in Verbindung, so dass die letzteren durch eine continuirliche Knorpelbrücke unter einander verbunden werden. Stadium 51 a zeigt wieder die isolirte Platte, deren späteres Schicksal unbekannt ist (Textfig. 39a, p. 625).

Das Tectum posterius verknöchert als Supraoccipitale (s. Occipitalregion), aus der Ossification der Supracapsularplatte geht die Pars mastoidea des Petrosum, vielleicht auch ein Theil des Pleurooccipitale hervor.

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

1) Pars otica der Basalplatte, Chorda dorsalis. Als Besonderheit der Pars otica der Basalplatte möge der völlige Mangel von Lückenbildungen erwähnt sein. Es fehlt somit eine Fenestra basi-cranialis posterior, wie sie sich bei niederen Wirbelthieren so häufig findet, und ebenso eine Fissura basi-cochlearis (Foramen lacerum, Fischer; Fissura basi-cochlearis, Gaupp 1905; Fissura basicochlearis anterior, Noordenbos), wie sie schon von Decker am Chondrocranium des Rindes auf der Grenze der Basalplatte und der Pars cochlearis der Ohrkapsel beschrieben worden ist. Auch bei Amphibien und Reptilien ist, soweit mir bekannt, eine entsprechende Bildung nicht vorhanden, und so ist wohl der Schluss gerechtfertigt, dass diese Lücke erst bei den Säugern sich ausgebildet hat. Vielleicht hat die Stellungsänderung der Ohrkapsel bei den letzteren zu ihrer Entstehung den Anstoss gegeben (s. Ohrkapsel).

Von der Chorda dorsalis ist erwähnenswerth, dass sie durchweg dorsal von der Basalplatte liegt. Das bedeutet einen Unterschied gegenüber dem Verhalten, das bisher für die Säuger beschrieben wurde und dadurch charakterisirt ist, dass die Chorda von der Occipitalregion aus sich in die Pars otica der Basalplatte einsenkt, diese in ventraler Richtung durchsetzt, eine Strecke weit sogar unter ihr hinweg verläuft, um erst mit ihrem aufwärts gerichteten Vorderende sie aufs Neue zu durchbohren und hinter der Hypophyse zu enden (siehe besonders: Kölliker 1879; Froriep 1882; Noordenbos 1905; weitere Literatur: Gaupp, 1905 b). Das Verhalten bei *Echidna* zeigt, dass auf die Lage der Chorda zur Basalplatte kein sehr grosses Gewicht gelegt werden darf. — Beachtenswerth ist ferner noch das Fehlen eines Dorsum sellae turcicae bei *Echidna*: eine Verknorpelung des Gewebes an der Basis des Mittelhirnpolsters unterbleibt völlig. Auffallend ist auch die lange Persistenz und die Art des Zugrundegehens der Chorda (p. 677).

2) Ohrkapsel. Verknorpelung der Ohrkapsel. Für die Verknorpelung der Ohrkapsel bei *Echidna* kommen, den mitgetheilten Thatsachen zufolge, zwei Ausgangsstellen in Betracht: eine lateral-dorsale und eine ventrale. Die erstere ist der laterale Umfang der Pars superior des Labyrinthes: hier

beginnt die knorpelige Umschliessung der Pars superior, die, abgesehen von der medialen Wand, ziemlich rasch vollendet ist. Die so entstehende periotische Kapsel, die aber auf die Pars superior beschränkt ist, steht anfangs mit der Basalplatte in keiner Verbindung, erlangt eine solche aber bald durch Ausbildung eines Knorpelstreifens, der am medial-caudalen Umfang der Pars inferior medial- und ventralwärts wächst, um sich mit der Basalplatte zu vereinen. Dieser Vorgang findet sich auch bei anderen Säugern. NOORDENBOS (1905) hat ihn kürzlich für *Talpa, Lepus cuniculus, Sus, Bos, Equus* beschrieben. Die geschilderte Knorpelbrücke ist offenbar dieselbe, die NOORDENBOS als Synchondrosis basi-vestibularis bezeichnet, da sie vom vestibularen Theil der Ohrkapsel zur Basis cranii zieht. (Ueber die Verwendung der Bezeichnung Synchondrosis für Brücken am Knorpelcranium s. p. 669.)

Das zweite Gebiet in der Umgebung des Labyrinthes, in dem sich frühzeitig Knorpelbildung bemerkbar macht, sind die Gewebsmassen, die die Pars inferior umgeben. Wie diese Massen selbst in Verbindung mit der Basalplatte stehen, so bildet sich auch der Knorpel in ihnen in Anschluss an den Basalplattenknorpel, dagegen ohne Zusammenhang mit der selbständig entstandenen periotischen Kapsel der Pars superior.

Die gleiche Erscheinung, dass nämlich die Bildung der knorpeligen Ohrkapsel wesentlich von zwei Stellen aus erfolgt, einer dorsal-lateralen und einer ventral-medialen, habe ich seiner Zeit (1893) auch für *Rana* und *Triton* feststellen können. Bei *Rana* speciell ergab sich, dass ein Theil des Ohrkapselbodens nichts anderes ist als der laterale Abschnitt des Parachordale, und dass von hier auch zum Theil die Bildung der medialen Wand erfolgt. Diese Uebereinstimmung in dem Modus der Verknorpelung der Ohrkapsel bei den Amphibien und *Echidna* beweist natürlich noch nicht, dass die Ohrkapseln in beiden Fällen völlig die gleichen Bildungen darstellen. Ich habe vielmehr schon früher die Anschauung vertreten, dass die Ohrkapsel bei den Säugern sich auf Kosten von Skeletmaterial vergrössert hat, das bei den niederen Wirbelthieren, z. B. bei Amphibien, noch die solide Basalplatte bilden hilft. Hierauf wird noch zurückzukommen sein.

Configuration und Orientirung der Ohrkapsel. Die Ohrkapsel von *Echidna* lässt, wie die der Säuger überhaupt, eine Pars vestibularis und eine Pars cochlearis unterscheiden. (Die Bezeichnungen sind allerdings nicht ganz zutreffend, da die P. vestibularis den Utriculus mit den Bogengängen, die P. cochlearis ausser der Cochlea auch noch den Sacculus enthält, ich behalte sie aber einstweilen mangels besserer bei.) Auf der Grenze beider Abschnitte liegt auch bei *Echidna* das Foramen faciale, resp. der primäre Canalis facialis. Ein Unterschied besteht jedoch in der Orientirung der Kapsel, die eine derartige ist, dass die längste Axe der Gesammtkapsel schräg von lateral-dorsal nach medial-ventral steht, und die Pars vestibularis somit in der Hauptsache dorsal von der P. cochlearis liegt. In dieser Lagerung der beiden Abschnitte zu einander („Steilstellung der Ohrkapsel“) spricht sich noch ein primitives Verhalten aus, das bei den anderen Säugern in mehr oder minder hohem Maasse überwunden wird. Die P. vestibularis verlagert sich hier immer mehr in caudal-basaler und zugleich mehr lateraler Richtung, so dass sie hinter die P. cochlearis und mehr lateral von ihr, und die längste Axe der Ohrkapsel damit in die Horizontale zu liegen kommt. Dass dies die Folge einer Umlagerung der gesammten Ohrkapsel ist, die allerdings mit einer gewissen Umformung Hand in Hand geht, habe ich wiederholt auseinandergesetzt und kann wohl keinem Zweifel unterliegen, wenn auch unser Einblick in das Wesen des Processes noch nicht ganz befriedigend ist. Drei Folgeerscheinungen stehen mit der Umlagerung der Ohrkapsel bei den Säugern in engstem Zusammenhang: die Umstellung der Supracapsularplatte und des Tectum posterius, die Umlagerung des Foramen faciale und die Heranziehung des Squamosums zur directen Antheilnahme an der

Begrenzung des Schädelcavums in der Labyrinthregion. Auf alle drei wird an anderen Stellen eingegangen werden.

Die primitive Anordnung der Ohrkapsel bei *Echidna* hängt zusammen mit dem noch relativ geringen Volumen des Gehirns; sie hat zur Folge, dass die Kapsel in höherem Maasse an der Seitenbegrenzung des Cavum cranii theilnimmt, als sonst bei den Säugern üblich ist. Immerhin erstreckt sie sich doch nicht durch die ganze Höhe des Cavums, wie bei niederen Wirbelthieren, sondern nur etwa durch die untere Hälfte derselben und überlässt die Seitenbegrenzung der oberen Hälfte der Supracapsularplatte — ein Umstand, in dem doch wieder das grössere Volumen des Säugergehirns sich geltend macht.

Wenn ich oben sagte, dass unser Einblick in das Wesen des Vorganges bei der Umlagerung der Ohrkapsel der Säugethiere noch nicht befriedigend sei, so meinte ich, dass noch nicht anzugeben ist, wie weit eine wirkliche Drehung der Gesammtkapsel einerseits und eine Umformung derselben andererseits stattgefunden hat. Anhaltspunkte dafür könnten gewonnen werden z. B. durch einen genauen Vergleich der Lageverhältnisse der drei Bogengänge bei den verschiedenen Säugern. Auch wäre zu untersuchen, ob jene Umlagerung, die wir als in der Phylogenese allmählich erfolgt annehmen müssen, sich nicht wenigstens theilweise noch in der Ontogenese verfolgen lässt. Aus dem Umstande, dass *Echidna* noch die Steilstellung der Ohrkapsel zeigt, geht ja hervor, dass der Process der Niederlagerung erst in der Reihe der Säuger erfolgt, wie das auch schon aus der Ueberlegung sich ergiebt, dass diese Niederlagerung eine Folge der starken Volumsentfaltung des Gehirns ist. Es besteht somit die Aussicht, dass sich aus den ausgebildeten Zuständen bei den Säugern eine Reihe herstellen lassen wird, die die verschiedenen Etappen der Umlagerung der Ohrkapsel, von der völligen Steilstellung bis zur völligen Horizontallage, fixirt zeigt, und ferner ist es sehr wohl möglich, dass auch in der Ontogenese noch einige Stadien dieses Processes sich abspielen, d. h. eine Lageänderung der Ohrkapsel nachweisbar ist, ähnlich wie etwa die letzten Stadien des Wanderungsprocesses des Beckens noch in der Ontogenese ablaufen. Dieser Gedanke wird auch durch die noch zu besprechenden Befunde von NOORDENBOS bei placentalen Säugern nahe gelegt.

Pars cochlearis der Ohrkapsel. Auf Grund der Configuration der Ohrkapsel und der Lage der Nervenlöcher kam ich (1900, p. 506 ff.) zu dem Schluss, dass bei den Amnioten eine Vergrösserung der Ohrkapsel auf Kosten der Basalplatte stattgefunden hat, d. h. dass Material, welches bei den Amphibien noch einen Theil der soliden Basalplatte bildet, bei den Amnioten zur Umschliessung des lang auswachsenden Ductus cochlearis, also zur Bildung der Pars cochlearis der Ohrkapsel, Verwendung findet. Ich führte auch aus, dass diese Vergrösserung der Ohrkapsel bei den Säugern in noch höherem Maasse erfolgt ist, als etwa bei *Lacerta*. Die Verhältnisse bei *Echidna* lassen sich damit gut in Einklang bringen. Das Gewebe, das den Ductus cochlearis des Labyrinthes umgiebt, steht schon vor der Verknorpelung in enger Verbindung mit dem Gewebe, aus dem die Basalplatte hervorgeht, und auch seine Verknorpelung erfolgt im Anschluss an die Basalplatte. Die Thatsache, dass die Basalplatte zwischen den beiden Ductus cochleares eine starke Verschmälerung in transversaler Richtung zeigt, während sie bei den Amphibien in gleichmässiger Breite sich von vorn nach hinten erstreckt, steht mit dieser Auffassung in vollem Einklang; ebenso der Umstand, auf den ich übrigens schon früher (1900) hinwies, dass das Foramen acusticum bei den Säugern sich in einiger Entfernung von der soliden „Basalplatte" befindet, während es bei den Amphibien unmittelbar über dem lateralen Rande derselben in der medialen Ohrkapselwand liegt. Auch die verschiedene Lage des Facialisloches bei Reptilien und bei Säugern wurde als ein Beweismoment für die Richtigkeit der erwähnten Auffassung herangezogen, und auch in diesem Punkte bietet *Echidna* eine volle Bestätigung. Ein Vergleich der Fig. 6 auf Taf. LXIX mit der Abbildung, die ich seiner Zeit von der fraglichen Gegend des *Lacerta*-Craniums gab (1900, Taf. XLIV/XLV, Fig. 7), kann wohl keinen ernsten Zweifel daran aufkommen lassen, dass das Facialisloch in beiden Fällen an der gleichen Stelle liegt, und so dieselbe Oeffnung darstellt. (Von der noch unvollkommenen Verknorpelung der Ohrkapsel bei dem zum Vergleich herangezogenen *Echidna*-Embryo ist dabei natürlich abzusehen.) Gegenüber *Lacerta* zeigt nun aber *Echidna* den Unterschied,

dass die Pars cochlearis der Ohrkapsel sich ventral von dem Facialisloch weiter nach vorn hin ausdehnt, nämlich so weit, dass die vordere Kuppel des Schneckenraumes nur noch durch eine dünne Knorpelwand von der Incisura prootica getrennt bleibt, während bei *Lacerta* (s. die angegebene Figur) hier noch ein Stück solider Basalplatte sich zwischenschiebt. Ich wüsste nicht, wie man das anders deuten sollte, als durch die Annahme, dass die häutige Cochlea bei *Echidna* auch noch in diesen soliden Basalplattenabschnitt eingewachsen ist und ihn zu einem Gehäuse für sich umgestaltet (ausgehöhlt) hat. Das hat dann zur Folge, dass das Facialisloch bei *Echidna* noch ausgesprochener zwischen der Pars vestibularis und der Pars cochlearis der Ohrkapsel liegt, als bei *Lacerta*, und dass die Brücke, die das Foramen vorn, gegen die Fenestra sphenoparietalis begrenzt, nun ausgesprochener intercapsulär (zwischen beiden Kapselabschnitten) liegt, während sie bei *Lacerta* von einem noch soliden Basalplattenabschnitt zur Pars vestibularis zieht. Aber an der Identität dieser präfacialen Brücke zu zweifeln, sehe ich keinen Grund ein — auch die „intercapsulär" gelagerte vordere Begrenzungsspange des Foramen faciale bei *Echidna* ist der „präfacialen basicapsulären Commissur", wie ich die Brücke bei Reptilien, und überhaupt bei den niederen Vertebraten genannt habe, gleichzusetzen.

Die Identität des Facialisloches von *Echidna* mit dem von *Lacerta* ist darum so leicht in die Augen springend, weil die Ohrkapsel bei *Echidna* noch ihre primitive Steilstellung bewahrt hat. Von diesem Zustand aus wird das Loch dann bei den anderen Säugern mehr an den oberen Rand der Ohrkapsel verlagert, aber diese Verlagerung ist einerseits eine Folge der weiteren Ausdehnung der Pars cochlearis, andererseits nur eine Theilerscheinung der Umlagerung, die die ganze Ohrkapsel erleidet, und auf die schon hingewiesen wurde. Durch sie muss dann nothwendiger Weise auch die Knorpelbrücke, die das Foramen ursprünglich vorn begrenzte, nun zur dorsalen Begrenzungsspange desselben werden. Aber dadurch wird meines Erachtens die Natur der Spange nicht verändert, sie bleibt doch auf einen Theil der alten „präfacialen basicapsulären Commissur" zurückführbar.

So sehe ich gerade in den Umwandlungen der Ohrkapselgegend ein schönes Beispiel für die Plasticität, die formale Anpassungsfähigkeit des knorpeligen Skeletmaterials, ein Moment, durch dessen fortwährende Berücksichtigung allein der Knorpelschädel erst voll verständlich wird.

Endlich lässt sich auch noch die Lage des Foramen jugulare bei *Echidna* als Beweismoment für die Richtigkeit meiner Auffassung der Pars cochlearis anführen. Ueberall liegt dasselbe zwischen der Ohrkapsel und dem Occipitalpfeiler; während es aber bei Amphibien in seiner Lage dem unteren Rande der Ohrkapsel entspricht, d. h. dem Uebergangsgebiet der Kapsel in die solide Basalplatte, findet es sich bei *Echidna* (s. Taf. LXXI, Fig. 12) etwa in halber Höhe der Gesammtkapsel, und zwar ist es die Pars cochlearis, die sich noch ventral von ihm medialwärts ausdehnt. Auch das entspricht vollkommen meiner Auffassung, dass eben diese Pars cochlearis aus dem lateralen Gebiet der früheren soliden Basalplatte hervorgegangen ist, eine Auffassung, die auch schon durch die blosse Betrachtung der Querschnittsbilder (Taf. LXXII, Fig. 18 und 19) sehr plausibel wird. Denn diese erwecken durchaus den Eindruck, dass die Basalplatte sich lateral in zwei Lamellen zur Umschliessung des Ductus cochlearis spalte.

Die Befunde von Noordenbos. Sehr abweichend von den bei *Echidna* beobachteten Vorgängen der Ohrkapselentwickelung verlaufen, der Schilderung von Noordenbos zufolge, die bei *Talpa*. Hier verknorpelt, wie Noordenbos beschreibt, die Pars cochlearis in Zusammenhang mit der übrigen Kapsel, „die ganze Ohrkapsel tritt somit als eine Sinnesorgankapsel auf, unabhängig von benachbarten Skelettheilen", und erst secundär erfolgen die Verbindungen mit der knorpeligen Schädelbasis. Solcher Verbindungen beschreibt Noordenbos vier: 1) eine Synchondrosis basi-vestibularis, d. h. eine Knorpelbrücke, die von der Pars vestibularis zur Parachordalplatte herabwächst, mit der sie „am Vorderrande der Basis des Hinterhauptsbogens" verwächst, so die vordere Begrenzung des Foramen jugulare bildend; 2) eine Synchondrosis

basi-cochlearis, in einiger Entfernung vor No. 1 und von dieser durch eine Spalte, die Fissura basi-cochlearis posterior, getrennt; 3) und 4) eine Synchondrosis sphenocochlearis medialis und eine Synch. sphenocochl. lateralis, beide von dem Knorpelboden der Orbitotemporalregion unter der Hypophysis cerebri ausgehend und die A. carotis interna umgreifend, somit von einander durch das Foramen caroticum getrennt, während zwischen der Synch. sphenocochlearis medialis und der unter No. 2 genannten Synch. basi-cochlearis die Fissura basi-cochlearis anterior bleibt. Auf Grund dieser Befunde ist dann Noordenbos der Ansicht, dass auch phylogenetisch die Ohrkapsel der Säuger ein einheitliches Gebilde darstelle, in toto zurückführbar auf die Ohrkapsel der Amphibien, und wie diese aufzufassen als eine specifische Sinneskapsel. Ich kann mich dieser Anschauung nicht anschliessen, und glaube für meine gegentheilige Auffassung, dass die Ohrkapsel der Amnioten sich gegenüber der der Amphibien auf Kosten der Basalplatte vergrössert hat, in den obigen Betrachtungen der *Echidna*-Verhältnisse neue Beweise gebracht zu haben. Bei *Echidna* ist lediglich ein der sub 1 genannten Synchondrosis basi-vestibularis entsprechendes Knorpelband nachweisbar (s. p. 679); im Uebrigen aber erfolgt die Verknorpelung der Pars cochlearis viel mehr im Anschluss an die Basalplatte; und die Verbindung mit der Pars vestibularis stellt sich erst später her. Demnach fehlt auch am ausgebildeten Chondrocranium von *Echidna* eine Fissura basi-cochlearis anterior, wie oben schon bemerkt wurde (p. 682).

Dann erhebt sich die Frage, worauf die Verschiedenheiten in der Verknorpelung der Ohrkapsel, wie *Echidna* und die von Noordenbos untersuchten placentalen Säuger sie zeigen, zurückzuführen sind. Und da drängt sich wohl der Gedanke auf, dass dieselben in irgend einem Zusammenhang mit der Lageveränderung der Ohrkapsel stehen. Da dies ein Vorgang jungen Datums ist, der sich erst in der Klasse der Säuger abspielt, so ist es, wie oben (p. 684) schon bemerkt wurde, recht wohl denkbar, dass er theilweise noch in der Ontogenese im Anschluss an die Entfaltung des Gehirns abläuft. Liesse sich dies aber nachweisen, so würde damit auch der längere Bestand einer nachgiebigen Trennungszone zwischen der Gesammtkapsel und der Basalplatte motivirt erscheinen. Damit würde aber auch die gemeinsame Verknorpelung der Pars cochlearis mit der Pars vestibularis der Ohrkapsel verständlich werden, die zur Folge hat, dass die Gesammtkapsel der Basalplatte gegenüber den Eindruck einer in sich einheitlichen selbständigen Bildung macht, und auch die Fissura basi-cochlearis anterior, die bei manchen Säugern besteht (s. p. 682), würde nicht mehr ganz unverständlich sein: man könnte sie als einen Rest jener secundär aufgetretenen Trennungszone betrachten, dessen nachträgliche Ausfüllung durch Knorpel unterbleibt, vielleicht, weil die übrigen Verbindungen der Ohrkapsel dieselbe bereits in genügender Weise mit dem sonstigen Knorpelschädel verbinden.

Die Frage, ob die Ohrkapsel einmal eine selbständige Sinneskapsel war, ist meiner Auffassung nach nicht von der Ohrkapsel der Säuger aus zu beantworten, sondern wir müssen dafür zu niederen Formen gehen, bei denen sich die Kapsel noch auf einem primitiveren Zustand befindet. Der Umstand, dass wohl bei allen Wirbelthieren, die genauer darauf untersucht wurden, die Bildung der Ohrkapsel selbständig am lateralen Umfang des Labyrinthes beginnt, macht es in der That wahrscheinlich oder doch wenigstens möglich, dass die Ohrkapsel erstmalig unabhängig von der knorpeligen Schädelbasis entstand, wie ich das auch selbst wiederholt ausgesprochen habe (1893, 1901, 1906); allerdings schloss ich seiner Zeit aus den Befunden bei den Amphibien, dass wir uns diese selbständige periotische Kapsel nicht als vollständig geschlossen, sondern als Schale vorzustellen haben, die medialwärts offen war und hier erst durch die Verbindung mit den axialen Schädeltheilen ergänzt wurde. Ich sehe vorläufig keinen Grund ein, von dieser Auffassung, die ich in meiner Arbeit von 1893 präcisirt habe, abzuweichen.

Fenestra cochleae. Dass auch bei *Echidna* eine Fenestra cochleae vorkommt, ist bekanntlich von Eschweiler (1899) festgestellt worden, dagegen fehlt bis jetzt der Nachweis einer besonderen Oeffnung für den Aquaeductus cochleae. Ich selbst habe ebenfalls vergeblich nach einer solchen gesucht; auch im Stadium 51a fand ich die Fen. cochleae von einer dicken Bindegewebsschicht verschlossen. *Echidna* besitzt also wie *Lacerta* ausser der Fenestra vestibuli nur noch eine einzige Oeffnung, die (nach Entfernung der verschliessenden Membran) aus der Ohrkapsel ventralwärts hinausführt. Meine Vorstellung (1900, p. 515), dass aus der einheitlichen Fenestra cochleae, oder wie ich in Folge dessen sagte, dem einheitlichen Foramen perilymphaticum der Lacertilier bei den Säugern durch Zerlegung die Fenestra cochleae und der Aquaeductus cochleae hervorgegangen seien, wird dadurch nur wahrscheinlicher. Uebrigens sprechen auch die Befunde von Fischer (1903, p. 393 ff.) zu ihren Gunsten. Besonders hervorheben möchte

ich dabei noch, dass bei *Echidna* die Fenestra cochleae anfangs eine viel grössere Ausdehnung in verticaler Richtung besitzt als später.

3) Foramen faciale, Sulcus facialis, Foramen stylomastoideum primitivum. Von grossem Interesse, wegen seines primitiven Charakters, ist das Verhalten des N. facialis zum Schädel bei *Echidna*. Da es vor kurzem erst durch VAN KAMPEN (1904, 1905) in ausgezeichneter Weise dargestellt und behandelt wurde, so kann ich mich hier kurz fassen. Von den drei Abschnitten, die bekanntlich VROLIK (1873) am Facialiskanal der Säuger zuerst festgestellt hat, findet sich bei *Echidna* nur der erste; der zweite wird noch durch einen offenen Sulcus repräsentirt, der dritte fehlt noch ganz. Der erste Abschnitt ist der primäre Facialiskanal, hinten begrenzt durch die Vorderwand des Abschnittes der Ohrkapsel, der den Sacculus beherbergt, vorn abgeschlossen durch die präfaciale Commissur. Seine Bildung wurde ausführlich besprochen, ebenso seine primitive Lage, am Vorderrande der Ohrkapsel.

Dieses primäre Foramen faciale resp. der primäre Canalis facialis entspricht nach seinem Verhalten zum Chondrocranium den Nervenaustrittsstellen, wie sie sich z. B. am Cranium der Selachier finden. Bei den Säugern haben durchaus nicht mehr alle Nervenaustrittsstellen diesen primären Charakter (man könnte ausser dem Facialisloch dazu rechnen: Foramen opticum, For. jugulare, For. hypoglossi); manche repräsentiren Bildungen ganz anderer Art und Bedeutung. Das zu erörtern, ist hier nicht der Ort.

Nach seinem Austritt durch den primären Facialiskanal (die Apertura tympanica desselben) verläuft der Nerv mit der V. capitis lateralis zusammen am Aussenumfang der Ohrkapsel, bedeckt von der Crista parotica, in dem durch diese gebildeten Sulcus facialis, der gegen die Paukenhöhle hin offen ist. Hierin liegt auch wieder ein primitives Merkmal, das allerdings auch genug anderen Säugern zukommt, ja sogar, wie VAN KAMPEN angiebt, auch bei den Säugern als die Regel aufzufassen ist. Die Crista parotica nennt VAN KAMPEN Crista facialis; ich habe meinerseits die alte Bezeichnung, die ich von jeher für die entsprechende Leiste der niederen Vertebraten gebraucht habe, beibehalten, glaube aber im Uebrigen VAN KAMPEN Recht geben zu müssen, wenn er meint, dass thatsächlich nur diese Crista facialis und nicht das Tegmen tympani der Säuger auf die Crista parotica der niederen Formen zurückzuführen sei (was ich früher annahm). Das Tegmen, resp. der bekannte Processus perioticus superior (GRADENIGO), aus dem es hervorgeht, ist wohl eine bei den Säugern erst auftretende Neubildung. *Echidna* besitzt sie nicht.

Aus dem Verhalten des ausgebildeten Schädels (p. 646) geht hervor, dass in den späteren Stadien an der lateralen Oeffnung des primären Facialiskanals sich Vorgänge abspielen müssen, durch die auch noch ein weiteres kurzes Stück des Facialis in einen knöchernen Kanal eingeschlossen wird. Damit würde wenigstens der Anfang zur Bildung des zweiten Abschnittes des Facialiskanals gemacht sein; es folgt zugleich, dass die Apertura tympanica des Facialiskanals am erwachsenen Schädel nicht mehr ganz genau der Apertura lateralis des primären Facialiskanals, wie er sich am Knorpelschädel findet, entspricht.

Den Ausgang aus dem Sulcus facialis bildet das Foramen stylomastoideum primitivum, das, wie gezeigt wurde, von der Ohrkapsel und dem oberen Abschnitt des REICHERT'schen Knorpels gebildet wird. VAN KAMPEN hat diese Gegend des *Echidna*-Schädels schon ganz richtig gedeutet, wie bereits auf p. 645 erörtert wurde Durch das Foramen stylomastoideum primitivum gelangt der Facialis mit der V. cap. lateralis definitiv ins Freie, da der dritte Abschnitt des Facialiskanals, wie er vielen höheren Säugern zukommt, bei *Echidna* fehlt.

Die hier gebrauchte Nomenclatur schliesst sich an die von VAN KAMPEN an; sie ist meines Erachtens die bei weitem zweckmässigste, und namentlich kann nicht genug die Nothwendigkeit betont werden, das „Foramen faciale“ und das „Foramen stylomastoideum“ auseinanderzuhalten; ersteres ist eine primäre, letzteres (das wieder noch ein primitivum oder ein definitivum sein kann) eine secundäre Bildung.

4) Lamina supracapsularis und Tectum posterius. Mit dem ganzen dorsalen und auch noch mit einem Theil des vorderen Randes der Ohrkapsel ist am ausgebildeten Primordialcranium von

Echidna eine hohe Knorpelplatte verbunden, die oberhalb der Ohrkapsel die Seitenbegrenzung des Cavum cranii bildet und dorsal von dem letzteren durch einen verschmälerten Deckenabschnitt mit der der anderen Seite in Verbindung steht. Hinten geht in sie der obere Theil des Occipitalpfeilers über, nach vorn hin setzt sie sich in die Commissura orbito-parietalis fort. Die Platte wurde als Lamina supracapsularis, das Dach als Tectum posterius bezeichnet. Beide Bezeichnungen werden noch zu rechtfertigen sein.

Eine vergleichende Betrachtung der fraglichen Gegend des *Echidna*-Craniums führt zu interessanten Ergebnissen. Auch die niederen Wirbelthiere besitzen in der gleichen Gegend einen knorpeligen Deckenabschnitt des Primordialcraniums, und *Echidna* zeigt insofern noch ein primitives Verhalten (gegenüber den später zu behandelnden placentalen Säugern), als auch bei ihr das Tectum thatsächlich an der Decke des Cavum cranii liegt. Doch aber bestehen Unterschiede auch gegenüber den niederen Wirbelthieren.

Zunächst ist zu beachten, dass bei niederen Wirbelthieren, z. B. Amphibien, sich das Tectum unmittelbar an den dorsalen Rand der Ohrkapsel anschliesst, oder, anders ausgedrückt: dass die Knorpelplatte, die sich an den dorsalen Rand der Ohrkapsel anschliesst, sich sofort in horizontaler Richtung zu der anderen Ohrkapsel herüberspannt. Dagegen steigt die Knorpelplatte bei *Echidna* erst eine Strecke weit in verticaler Richtung auf und biegt dann erst in die horizontale um. Hierin darf wohl eine Folge der Vergrösserung des Gehirns bei gleichzeitigem Zurückbleiben der Ohrkapseln gesehen werden. Es ergiebt sich daraus aber der Schluss, dass die „Supracapsularplatte“ von *Echidna* nur einen steil aufgerichteten Abschnitt des früheren Tectums darstellt, oder mit anderen Worten: dass das thatsächlich an der Decke gelegene Tectum posterius von *Echidna* nur einen Theil des Tectums der niederen Vertebraten darstellt. Damit ist aber die Bedeutung der Supracapsularplatte von *Echidna* noch nicht ganz richtig und erschöpfend präcisirt. Diese Platte ist nämlich wesentlich breiter (in sagittaler Richtung) als das eigentliche Tectum, sie dehnt sich nach vorn längs des ganzen dorsalen Randes der Ohrkapsel aus und lässt somit einen vorderen Abschnitt unterscheiden, der mit freiem medialen Rande aufhört. Es scheint mir zweifellos, dass dieser vordere Theil auf die Knorpelleiste zu beziehen ist, die z. B. am Cranium von *Rana* sich an gleicher Stelle befindet, anfangs von der Ohrkapsel getrennt ist und erst später mit ihrem oberen Rande verschmilzt. Sie wurde von mir als hinterer Abschnitt der Taenia marginalis bezeichnet (Gaupp 1893; 1905b, p. 724). Auch das *Lacerta*-Cranium zeigt sie ohne Zusammenhang mit der vorderen Hälfte des dorsalen Ohrkapselrandes (Gaupp 1900). Somit wäre bei *Echidna* nur ihre Verbreiterung und ihr homocontinuirlicher Zusammenhang mit der Ohrkapsel bemerkenswerth.

Dem Gesagten zufolge ist die Bezeichnung „Lamina supracapsularis“ ein lediglich den Verhältnissen bei *Echidna* angepasster Hilfsbegriff; ich vermochte auch an den jüngeren Stadien eine Grenze zwischen dem vorderen und dem hinteren Abschnitt der Platte nicht wahrzunehmen; die Platte verknorpelte von vornherein einheitlich und in Zusammenhang mit der lateralen Ohrkapselwand, und aus diesem Grunde wählte ich einen einheitlichen Namen.

Weitere interessante Schlüsse ergiebt der Vergleich des *Echidna*-Craniums mit dem der placentalen Säuger, soweit dasselbe bisher bekannt ist.

Hier liegt das Tectum posterius nicht mehr am Dach des Cavum cranii, sondern ist mehr oder minder stark in die Verticalstellung aufgerichtet, so das seine eine Fläche caudal-, die andere rostralwärts blickt, und seine Ansatzlinie an der Ohrkapsel viel mehr dem caudalen als dem dorsalen Rande derselben entspricht. Den vorderen Theil der Supracapsularplatte von *Echidna* aber finden wir wieder in der von Spöndli (1846) als Parietalplatte (Lamina parietalis) bezeichneten Knorpelplatte, die ebenfalls mit einem medialen freien Rande abschliesst und hinten in das Tectum, vorn in die Commissura orbito-parietalis übergeht. Von besonderem Interesse ist, dass auf der Grenze zwischen ihr und dem Ohrkapselrande sich

Unterbrechungen finden, und zwar entweder eine (For. jugulare spurium) oder deren zwei (Interstitium petroso-parietale und Interstitium petroso-occipitale DECKER).

Dass die Umstellung der Ebene des Tectum posterius eine Folge der starken Vergrösserung des Gehirnes ist, habe ich schon früher (1900) auseinandergesetzt; sie ist überdies nur eine Begleiterscheinung der Verlagerung, die die Ohrkapsel erfährt. Nicht die Ansatzlinie des Tectum wandert an den caudalen Rand der Kapsel, sondern ein Theil des früher dorsalen Randes wird zum caudalen, und so gelangt das Tectum (natürlich mit dem hinteren Theil der Supracapsularplatte) an den hinteren Rand der Kapsel. Hier bildet die unmittelbar der Kapsel angeschlossene Partie dann das Gebiet des Knorpelschädels, aus dessen Ossification die Pars mastoidea des Petrosums hervorgeht, wenigstens theilweise, denn es wäre möglich, dass ein anderer Theil dieses Gebietes zum Occipitalpfeiler gehört. Das wäre z. B. speciell für das menschliche Cranium noch festzustellen. Aber jedenfalls halte ich es auf Grund der angegebenen Erörterungen für genügend berechtigt, die aus der Ossification der Supracapsularplatte hervorgehende Knochenplatte des erwachsenen *Echidna*-Schädels als Pars mastoidea des Petrosum zu bezeichnen. Im grossen Ganzen entspricht sie jedenfalls der Platte, die z. B. beim Menschen so bezeichnet wird. Die Besonderheit des *Echidna*-Craniums liegt aber in ihrer durch die primitive Steilstellung der Ohrkapsel bedingten supracapsulären Lage, die wieder zur Folge hat, dass das Squamosum von der Begrenzung des Cavum cranii in der Oticalregion ausgeschlossen wird. Die Antheilnahme des Squamosums an der Begrenzung der Schädelhöhle in der Ohrregion bei den placentalen Säugern kommt somit dadurch zu Stande, dass hier die Ohrkapsel medial von dem Squamosum eine Verlagerung erfährt, der Knochen aber an Ort und Stelle bleibt.

Auf das Vorkommen solcher Veränderungen der topographischen Beziehungen zwischen Deckknochen und primordialen Theilen habe ich kürzlich schon hingewiesen (1905 b, p. 616) mit den Worten: „Endlich kann auch der Fall eintreten, dass ein Deckknochen zwar seine Lage am Gesammtschädel im allgemeinen beibehält, dadurch aber, dass unter ihm die knorpeligen Theile Veränderungen erfahren, neue topographische Beziehungen, zu anderen Theilen des Primordialcraniums, erhält. Dies gilt in viel höherem Maasse für die Belegknochen des visceralen als für die des neuralen Primordialcraniums; speciell in hohem Maasse für die Zahnknochen". Vomer, Palatinum, Pterygoid sind gute Beispiele hierfür.

Von der Parietalplatte der placentalen Säuger wurde gesagt, dass sie auf den vorderen Theil der Supracapsularplatte von *Echidna* zurückgeführt werden müsse. Ausgedehntere Untersuchungen werden vor allem festzustellen haben, wie die oben erwähnten Lücken an ihrer Basis phylogenetisch entstanden zu denken sind. Von einem Zustand ununterbrochener Homocontinuität zwischen Platte und Ohrkapsel, wie *Echidna* ihn zeigt, wird man dabei nicht ausgehen können, wohl aber von einem solchen, wie etwa *Lacerta* ihn darbietet. Dann wäre der *Echidna*-Zustand als einseitig abgeändert aufzufassen. Auch bezüglich der Gefässverhältnisse ergeben sich hier noch interessante Fragen.

VAN BEMMELEN fasst die ganze Supracapsularplatte als Parietalplatte auf und benennt sie dementsprechend. Das entspricht, wie gezeigt wurde, nicht dem bisherigen, durch SPÖNDLI und DECKER eingeführten Sprachgebrauch. VAN BEMMELEN hat die verschiedene Stellung der Ohrkapsel bei *Echidna* und den placentalen Säugern nicht beachtet.

Für die Parietalplatte von *Talpa* hat NOORDENBOS die selbständige, von allen anderen Theilen des Knorpelschädels unabhängige Verknorpelung beschrieben. Dieser Befund entspricht dem von mir seiner Zeit bei *Rana* erhobenen: auch hier erfolgt die Verknorpelung der Taenia marginalis selbständig, und erst secundär stellt sich die Verbindung mit der Ohrkapsel her. Bei *Echidna* war, wie gesagt, eine selbständige Verknorpelung der vorderen Hälfte der Supracapsularplatte, die eben der Parietalplatte entspricht, nicht nachweisbar; — vielleicht war die Ungunst des Materials daran schuld.

Endlich sei auch die Frage nach der genetischen Zugehörigkeit des Tectum inclusive des hintersten Theiles der Supracapsularplatte noch gestreift. Durch den indifferenten Namen (T. posterius),

den ich kürzlich (1906) schon vorschlug, wollte ich es vermeiden, den fraglichen Deckenabschnitt einer bestimmten Region des Schädels (Otical- oder Occipitalregion) zuzuzählen, was durch die beiden anderen sonst gewöhnlichen Namen, Tectum synoticum und Tectum interoccipitale, der Fall ist. Thatsächlich liegt das Tectum nach seiner völligen Verknorpelung in der Hauptsache zwischen beiden Ohrkapseln, wenn auch die beiderseitigen Occipitalpfeiler in seinen hinteren Abschnitt übergehen. Schon das jüngste Stadium, auf dem das Tectum wahrnehmbar war (Stadium 44), zeigte es in Verbindung mit der Supracapsularplatte und durch diese mit der Ohrkapsel und dem Occipitalpfeiler; eine selbständige, von der Ohrkapsel, der Parietalplatte und dem Occipitalpfeiler unabhängige Verknorpelung, wie NOORDENBOS sie bei *Talpa* fand, war bei *Echidna* nicht feststellbar.

Beobachtungen über die Entwickelung des Tectum posterius liegen für verschiedene Wirbelthierformen vor und haben auch die Begründung abgegeben für die Zurechnung des Tectum zur Otical- oder Occipitalregion. Für *Rana fusca* und *Triton taeniatus* wies ich (1893) nach, dass hier das Tectum, das nach der völligen Ausbildung beide Ohrkapseln unter einander verbindet, nicht etwa durch Entgegenwachsen der oberen inneren Ränder beider Ohrkapseln entsteht, sondern selbständig verknorpelt. Die Verbindung mit den Ohrkapseln erfolgt secundär. Von den Occipitalpfeilern (Occipitalbogen) stellte ich fest, dass dieselben bei *Rana* bereits in halber Höhe der Schädelhöhle enden und hier jederseits mit einer an der hinteren Ohrkapselkuppel entstandenen Leiste verschmelzen (GAUPP 1893, p. 304, 305). Das war dann auch der Grund, weshalb ich das Dach Tectum synoticum nannte (früher wurde dasselbe gewöhnlich ganz unzweckmässiger Weise als Occipitale superius bezeichnet). 1897 beschrieb dann Miss PLATT bei *Necturus* ebenfalls eine selbständige Entstehung des Tectums, und zwar von 2 (paarigen) Centren aus, zugleich aber gab sie an, dass dieses Tectum sich secundär jederseits mit zwei Aequivalenten von Wirbelbogen verbinde: dem occipitalen und dem präoccipitalen. Als einen solchen deutete sie den hinteren Theil der medialen Wand der Ohrkapsel. Diese letztere Beziehung drückte sie dann in der Bezeichnung Tectum interoccipitale aus, die ich ihr selbst vorschlug (die Arbeit wurde im Freiburger anatomischen Institut gemacht), ohne damit selbstverständlich gleichzeitig mich ihrer Auffassung anzuschliessen. Von den folgenden Untersuchern haben wohl die meisten meine Bezeichnung Tectum synoticum angenommen (so PETER 1898, WINSLOW 1898, SEWERTZOFF 1899 u. A.), und von Einigen ist auch ganz besonders betont worden, dass sie das Tectum als zur Ohrregion gehörig auffassen.

In meiner Arbeit über das Chondrocranium von *Lacerta agilis* (1900, p. 498) kam ich dann ausführlicher auf den fraglichen Deckenabschnitt zurück und wies speciell auch auf seine Umwandlungen bei den Säugern hin. Im Uebrigen äusserte ich mich dahin, dass es doch wohl als ein Theil der bei den Selachiern viel ausgedehnteren Schädeldecke anzusehen ist, der mit grosser Zähigkeit auch bei sonst weitgehender Reduction der letzteren erhalten bleibt.

Neuerdings sind die Entwickelungsverhältnisse des Tectum posterius auch für verschiedene Säuger festgestellt worden, und zwar durch NOORDENBOS (1905). Derselbe fand, dass beim Maulwurf, Kaninchen, Schwein und Rind das Tectum selbständig verknorpelt (dass die Anlage eine paarige ist, konnte nicht festgestellt werden, ist aber zu vermuthen) und sich alsdann zuerst mit dem Occipitalbogen, darauf auch mit der Lamina parietalis und Ohrkapsel verbindet. Angesichts des Umstandes, dass die Verbindung des Tectum mit dem Occipitalbogen zuerst erfolgt, hält NOORDENBOS die Bezeichnung Tectum interoccipitale für richtiger als Tectum synoticum.

Somit bestehen bezüglich der Zugehörigkeit des Tectum posterius zu einer bestimmten Schädelregion Controversen. Diese Widersprüche werden sich, das ist mir am wahrscheinlichsten, wohl in der Weise aufklären, die ich schon in meinem Rostocker Vortrag (1906) andeutete: dass nämlich das Tectum posterius überhaupt nicht überall ganz gleichwerthig ist, und dass es speciell bei den Amnioten einen Zuwachs durch occipitale Theile gewonnen hat. Um so berechtigter ist dann der von mir vorgeschlagene indifferente Name.

5) Deckenknorpel der vorderen Oticalregion. Auch der im vorderen Gebiet der Oticalregion in späteren Stadien auftretende Deckenknorpel besitzt vergleichend-anatomisches Interesse: eine ganz entsprechende Bildung ist z. B. bei den Anuren vorhanden. Interessanter Weise konnte ich seiner Zeit (1893) auch bei *Rana* gelegentlich ein ganz isolirtes Knorpelplättchen in der Mittellinie feststellen,

während der Regel nach eine quere Deckenspange zwischen beiden Taeniae marginales besteht. Es darf sicherlich auch den primitiven Merkmalen zugezählt werden, dass *Echidna* noch diesen Rest des früher ausgedehnten Knorpeldaches des Primordialcraniums bewahrt hat.

4. Orbitotemporalregion.

Gang der Entwickelung.

Auf den jüngsten Stadien (40 und 41) wird das Gehirn im Bereich der späteren Orbitotemporalregion des Schädels nur von lockerem embryonalen mesodermalen Gewebe umgeben, das sich bis zum Epithel der Körperoberfläche und des Munddaches ausdehnt. In reichlicher Menge erfüllt es die durch die Mittelhirnbeuge verursachte Spalte an der Gehirnbasis, hier das Mittelhirnpolster bildend; vor dieser Spalte, an der Basis des Zwischenhirns, ist es nur in dünner Schicht vorhanden. Das Gleiche ist der Fall am dorsalen Umfang des Gehirnes, während es jederseits von dem letzteren sich in grösserer Mächtigkeit vorfindet und hier vor allen Dingen die Augenblasen eingelagert enthält. In den hinteren Theil der subcerebral gelegenen Partien lagert sich die RATHKE'sche Tasche ein. In den folgenden Stadien (42 und 43) verdichten sich die subcerebral und die ventral-lateral gelegenen Partien. Die subcerebral (unter dem Zwischenhirn hinter dem Abgang der Augenstiele) gelegene Verdichtung trägt paarigen Charakter, ist also seitlich stärker als in der Mittellinie; die ventral-lateralen verdichteten Massen, die mit den subcerebralen zusammenhängen, umgeben das Auge und dehnen sich von hier nach vorn und hinten aus. Sie erstrecken sich auch oberhalb des Auges in ganz subepithelialer Lage eine Strecke weit in die Höhe. Die geschilderten Gewebsverdichtungen erfolgen überhaupt nicht direct am Gehirn, sondern längs des Epithels der Körperoberfläche und des Munddaches, so dass das Gehirn überall von lockerem Gewebe in verschiedener Dichtigkeit umgeben bleibt. Die Kluft zwischen diesem Stadium und dem Stadium 44 ist eine sehr grosse; die Differenzirung der Gewebsmassen in der Umgebung des Gehirnes ist auf letzterem weit vorgeschritten. In der unmittelbaren Nachbarschaft des letzteren findet sich auch jetzt eine verschieden dicke Schicht lockeren Gewebes, dieser folgt eine verdichtete Schicht, die auch schon einzelne Knorpelherde enthält, und auf diese wieder eine lockere Schicht, die in großer Ausdehnung auch schon eingelagerte Muskelzellen erkennen lässt. Wir verfolgen nun nur die der mittleren Schicht eingelagerten Skeletanlagen weiter. Von diesen zeigt das Stadium 44 in der Orbitotemporalregion jederseits zwei: die Trabecula und die Ala orbitalis.

Der als Trabekel zu bezeichnende Knorpelherd liegt lateral von der Hypophyse und ihrem Gange, in der subcerebralen Gewebsmasse, die schon vorher den paarigen Charakter erkennen liess. Vor dem Hypophysengange zeigt sich auf diesem Stadium auch schon die beginnende mediane Verschmelzung der beiden Trabekel; bei der viel deutlicheren Entwickelung der Seitentheile ist es aber doch wohl berechtigt, hier von einer paarigen Knorpelanlage zu sprechen (Taf. LXVIII, Figg. 1 u. 2). Auf Stadium 45a ist nicht nur vor, sondern auch hinter dem Hypophysenstiel eine Verschmelzung beider Trabekel erfolgt, so dass jetzt an der Basis im hinteren Abschnitt des prächordalen Schädeltheiles ein dicker Knorpelboden besteht, der noch von einem Kanal (für den Hypophysengang) durchbohrt wird. Auf Stadium 45 ist der Hypophysengang verschwunden, der Kanal hat sich geschlossen, und ein einheitlicher Balkenboden, dem der Körper der Hypophyse aufruht, ist entstanden.

Der Balken ist anfangs, auch nachdem er einheitlich geworden, noch von dem Vorderrande der Basalplatte durch eine nicht verknorpelte Bindegewebszone getrennt, durch die die beiden inneren Carotiden von ventral her in das Cavum cranii aufsteigen (Taf. LXVIII, Fig. 1). Bei der Verknorpelung dieses Gewebes, die in Stadium 46 erfolgt ist, und durch die der chordale und der prächordale Schädelabschnitt knorpelig

vereinigt werden, bleiben zwei Foramina carotica oder richtiger kurze Canales carotici ausgespart, die die Schädelbasis in ventro-dorsaler Richtung durchbohren.

Rostralwärts stösst der Balkenboden an das Bildungsgewebe am caudalen Umfang der Nasenhöhlen. Auch dieses verknorpelt selbständig, und alsdann erst erfolgt die Verwachsung des hier gebildeten Knorpels mit dem Balkenboden, die ebenfalls auf Stadium 46 vollendet ist. Der Balkenboden geht dann caudalwärts in die Basalplatte, rostralwärts in den caudalen Umfang der Nasenkapseln homocontinuirlich über.

Die Trabekel jeder Seite lässt schon auf Stadium 44 einen ventral- und lateralwärts gerichteten nicht sehr langen Fortsatz, die Ala temporalis, abgehen. Der Hinterrand dieses Fortsatzes zieht vor der vorderen Kuppel der Pars chochlearis capsulae auditivae lateralwärts und wird von letzterer durch eine schmale Bindegewebsschicht getrennt, die die Schicht zwischen Balken und Basalplatte lateralwärts fortsetzt. Gleichzeitig mit der Verwachsung zwischen Balkenboden und Basalplatte (Stadium 46) erfolgt auch die zwischen dem Hinterrand der Ala temporalis und der Pars cochlearis der Ohrkapsel. An der Ala lassen sich dann zwei Abschnitte unterscheiden, der breitere mediale, der hinten mit der Schneckenkapsel verwachsen ist und vom Seitenrand des Balkenbodens aus zunächst ventralwärts absteigt, und der laterale, der eine horizontal gelagerte, frei lateralwärts vorspringende Platte von geringer Ausdehnung darstellt und sich nach vorn noch in einen besonderen Processus anterior verlängert. Letzterer kommt beim Auftreten der Deckknochen in eine Rinne aussen am Seitenrand des Palatinums zu liegen. Ein anderer Fortsatz, der Processus pterygoideus, bildet sich als unbedeutender Höcker da, wo der absteigende Theil der Ala temporalis in den horizontalen Theil umbiegt. Er springt medial-ventralwärts vor und bildet bald (Stadium 46) das Anlagerungsgebiet für das Parasphenoid.

Die Grenze des Balkens gegen die Ala temporalis ist schon auf Stadium 44 markirt dadurch, dass sich hier der Balken zu einem kurzen aufwärts und nach vorn gerichteten Fortsatz auszieht. Ihm entgegen kommt von der Ala orbitalis her die Taenia clino-orbitalis, und bald erfolgt zwischen beiden Fortsätzen Verschmelzung (auf Stadium 45a vollendet).

Das zweite, ebenfalls paarige selbständige Verknorpelungscentrum in der Orbitotemporalregion ist die Anlage der Ala orbitalis. Auf Stadium 44 bildet sie eine im Wesentlichen vertical und sagittal stehende Platte, die oberhalb des Auges am lateralen Gehirnumfang liegt und diesem ihre mediale Fläche zukehrt (Taf. LXVIII, Fig. 4). Sie ist somit eine Differenzirung in der schon auf Stadium 42 erkennbaren Gewebsverdichtung, oberhalb der Augenanlage. Die Platte besitzt einen freien dorsalen Rand, hört vorn und hinten verschmälert auf und geht ventralwärts in einen dicken Stiel über. Von diesem springt ein kurzer Höcker (Radix anterior) nach ventral und vorn vor, während eine längere, aber sehr dünne Spange, die Taenia clino-orbitalis, sich nach ventral, medial und caudal gegen die Schädelbasis erstreckt. Schon auf Stadium 44 geht diese dünne Spange auf der linken Seite in einen ihr entgegen gerichteten Fortsatz des Balkens über, während sie rechts noch frei endet. Auf Stadium 45a ist dann beiderseits die knorpelige Verschmelzung beider genannten Fortsätze erfolgt. Bald darauf geht die Ala orbitalis noch weitere Verbindungen ein. Auf Stadium 45 ist aus der Verknorpelung der Bindegewebsplatte, die sich zwischen ihr und der Supracapsularplatte der Ohrregion differenzirt hatte, die Commissura orbito-parietalis als breite Knorpelbrücke entstanden; die Verknorpelung erfolgte sowohl von vorn wie von hinten her. Die Commissur verbreitert sich später noch (in verticaler Richtung) und dehnt sich, wie schon bei der Oticalregion erwähnt wurde, auch auf den vorderen Umfang der oberen Hälfte der Ohrkapsel aus (Limbus praecapsularis). Ziemlich gleichzeitig mit dieser Commissur entsteht eine andere, die Commissura spheno-ethmoidalis, die das vordere Ende der Ala orbitalis mit der am Dach der Nasenhöhle aufgetretenen Lateralplatte in Verbindung setzt und am Lateralumfang der Hemisphäre und des Lobus olfactorius gelagert ist. Am

spätesten erlangt die Radix anterior der Ala orbitalis eine feste Verbindung. Anfangs nur einen kurzen Höcker am unteren verschmälerten Theil der Ala darstellend, wächst sie weiterhin in ventral-medialer Richtung etwas aus, gegen das perirhinische Gewebe in der Umgebung des obersten Abschnittes des caudalen Theiles der Nasenhöhle. Nach Verknorpelung dieses Gewebes (Stadium 46) stellt die Radix anterior eine feste, ziemlich breite Brücke zwischen der Ala orbitalis und der Nasenkapsel, am caudal-lateralen Umfang der Fenestra olfactoria dar (Modell, Taf. LXIX, Fig. 6). Auf keinem Embryonalstadium läßt sich die Radix anterior der Ala orbitalis bis an die mediane Schädelbasis verfolgen, wie das sonst im Chondrocranium der Säuger meist der Fall ist; sie erscheint durch die starke Ausdehnung der Nasenhöhle in caudaler Richtung auf einen kurzen lateralen Abschnitt reducirt; der mediale Abschnitt kommt nicht mehr zur Entwickelung oder ist in die Hinterwand der Nasenkapsel aufgegangen (s. Ethmoidalregion).

Vom Stadium 46 ab stehen somit die primordialen Skelettheile der Orbitotemporalregion unter einander und mit denen der Otical- und Ethmoidalregion in Homocontinuität, und das ganze aus ihnen gebildete Gerüst zeigt das Verhalten, wie es aus den Abbildungen des Modells (Taf. LXIX—LXXI, Fig. 6—12) hervorgeht und bei Stadium 48a ausführlich dargestellt wurde (p. 589 u. ff.).

Durch die geschilderten Skelettheile werden mehrere Oeffnungen begrenzt. Unterhalb der Taenia clino-orbitalis, zwischen ihr, dem Rande des Balkenbodens, dem caudalen Umfang der Nasenkapsel und der Radix anterior alae orbitalis bleibt die Fissura pseudooptica, durch die der Opticus und Oculomotorius sowie eine Vene verlaufen; hinter der Taenia clino-orbitalis, zwischen ihr (vorn), der Ohrkapsel incl. der präfacialen Commissur (hinten) und der Commissura orbitoparietalis (oben) liegt die viel größere Lücke der primordialen Schädelseitenwand der Orbitotemporalregion, die im Wesentlichen (nicht ganz!) dem Foramen sphenoparietale (Spöndli) der übrigen Säuger entspricht. Ich habe sie dementsprechend als Fenestra sphenoparietalis bezeichnet. Sie lässt den Trochlearis, Trigeminus, Abducens austreten. An ihrem ventralen Begrenzungsrande setzt die ganz basal gelagerte Ala temporalis an, die, nach der Seite vorspringend, den wenig ausgedehnten Boden des Raumgebietes bildet, das, außerhalb des eigentlichen primordialen Cavum cranii gelegen, von mir als Cavum epiptericum bezeichnet worden ist. In diesen Raum gelangen sowohl die Nerven, die durch die Fissura pseudooptica, wie die, die durch die Fenestra sphenoparietalis hindurchtreten; in ihm läuft auch eine große Vene, der Sinus cavernosus, von vorn nach hinten. Die weitere Umbildung des Cavum epiptericum wird uns später beschäftigen. Hier ist nur hinzuzufügen, dass auch eine wichtige Vene, der Sinus transversus, durch die Fenestra sphenoparietalis aus dem Raum des Primordialcraniums austritt. Die Austrittsstelle findet sich dicht vor der Ohrkapsel, hart am Ventralrand der Commissura orbitoparietalis, und die Fortsetzung des Sinus transversus, die Vena capitis lateralis, biegt hier, nachdem sie den Schädelraum verlassen hat, sofort caudalwärts um und tritt in den Sulcus facialis (unter der Crista parotica der Ohrkapsel) ein, in dem sie mit dem N. facialis weiter caudalwärts verläuft.

Auf dem dargestellten Zustand bleibt das primordiale Skelet der Orbitotemporalregion im Wesentlichen stehen; auch Stadium 51a zeigt ihn in der Hauptsache noch unverändert. Erwähnenswerth wäre höchstens, dass die Wurzeln der Taeniae clino-orbitales sich noch an den caudalen Umfang der Foramina carotica ausdehnen.

Fast das ganze Primordialskelet der Orbitotemporalregion wird durch Knochen ersetzt und so in den erwachsenen Schädel übernommen. In welcher Weise das geschieht, von wie vielen und welchen Knochencentren aus, ist so gut wie unbekannt. (Auch auf meinem ältesten Beuteljungen-Stadium, 51a, war noch keine Spur von Verknöcherung vorhanden.) Aus dem von Van Bemmelen geschilderten Verhalten am jugendlichen Schädel kann immerhin eine nicht uninteressante Thatsache erkannt werden: dass nämlich

die basi-sphenoidale Ossification sich auf den Balkenboden beschränkt und nicht auf die Basalplatte übergreift, wie sie das sonst bei Säugern so häufig thut. Einen selbständigen Knochenkern fand Van Bemmelen in der Ala orbitalis. Endlich hat J. T. Wilson (1906) beobachtet, dass bei der Verknöcherung der Taenia clino-orbitalis die Knochenbildung sehr unregelmässig erfolgt. Bei einem jugendlichen Schädel vermochte Van Bemmelen das Sphenoidale noch von den caudalwärts angrenzenden Ersatzknochen zu isoliren, nicht mehr aber gegen das Gebiet des Ethmoidale. Caudalwärts stösst der basisphenoidale Knochenbezirk an das Basioccipitale; — das Orbitosphenoid, das sich von der Ala orbitalis auf die Commissura orbitoparietalis ausdehnt, an die Pars mastoidea des Petrosums, die aus der Ossification der Supracapsularplatte hervorgeht. Als knöcherne Partien nachgewiesen sind bisher (s. die Darstellung des erwachsenen Schädels, p. 641 u. ff.) der Balkenboden, die Taenia clino-orbitalis und die Ala orbitalis mit ihren Verbindungen; nicht ganz klar ist dagegen bisher das Schicksal der Ala temporalis. Nur ihr medialer Abschnitt ist leicht wiedererkennbar: er bildet zusammen mit dem Parasphenoid den Theil des Keilbeins, den Van Bemmelen als Processus pterygoideus bezeichnet; ihr lateraler Abschnitt ist dagegen am erwachsenen Schädel bisher nicht diagnosticirt, so bleiben nur zwei Möglichkeiten: entweder dass er zu Grunde geht, oder dass er im Knorpelzustand erhalten bleibt. (Hierüber s. p. 649.) — Die einzige mit der Ossification in Verbindung zu bringende Veränderung zeigt auf Stadium 51a der Processus pterygoideus der Ala temporalis, dem das Parasphenoid ganz innig, ohne trennendes Bindegewebe, anliegt: der Knorpel beginnt hier unter dem Knochen zu zerfallen (s. Parasphenoid).

Lamina spheno-obturatoria. Cavum epiptericum. An dieser Stelle ist nun auch noch der beiden Knochenplatten zu gedenken, die Van Bemmelen als Alisphenoid und Temporalflügelchen des Palatinums bezeichnet. Sie gehören zwar nicht dem Primordialcranium an und sind häutig präformirt, doch scheint es zweckmässiger, ihre Schilderung an die der primordialen Theile anzuschliessen als an die der Deckknochen. Durch ihre Ausbildung erhält die Schädelhöhle im Gebiet der Orbitotemporalregion unterhalb der Commissura orbitoparietalis ihren definitiven seitlichen Abschluss, aber in der Weise, dass dabei ein Theil der Orbitotemporalhöhle dem Schädelraum zugeschlagen wird. Das Raumgebiet, das so von dem Hauptraum der Orbitotemporalhöhle abgetrennt wird, ist bei *Echidna* etwas ausgedehnter als bei den anderen Säugern; es ist nämlich nicht nur das Gebiet über der Ala temporalis, sondern auch ein kleiner davor gelegener Bezirk, für den nicht mehr die Ala temporalis, sondern das Palatinum den Boden bildet. Nichtsdestoweniger behalte ich für den ganzen Raum den früher von mir gewählten Namen Cavum epiptericum bei.

Auf Stadium 46 dehnt sich das Gebiet der Orbitotemporalgrube medialwärts bis an die Fenestra sphenoparietalis, die Fissura pseudooptica und die diese beiden trennende Taenia clino-orbitalis aus. Diese Knorpelspange und die von ihr getrennten Fenster repräsentiren das Gebiet der Seitenwand des primordialen Craniums. Der innerste Theil der Orbitotemporalgrube, der dicht neben dem eigentlichen Cavum cranii und oberhalb der Ala temporalis liegt, ist dadurch ausgezeichnet, dass dem ihn erfüllenden embryonalen Bindegewebe zahlreiche Nerven eingelagert sind. Vor allem ist es das riesige Ganglion Trigemini, das den grössten Theil dieses Raumgebietes einnimmt; dazu kommen der Abducens, Trochlearis, Oculomotorius und Opticus, endlich auch der Sinus cavernosus, der somit ursprünglich nicht dem Schädelraum, sondern der Orbitotemporalgrube angehört. Das Trigeminusganglion liegt dem Gehirn im Gebiet der Fenestra sphenoparietalis ganz eng an; durch das gleiche Fenster gelangen der Abducens und der Trochlearis in das Cavum epiptericum, während Oculomotorius und Opticus die Fissura pseudooptica zum Durchtritt benutzen. Die Abgrenzung des Cavum epiptericum gegen die übrige Orbitotemporalgrube wird angebahnt durch Ausbildung einer kräftigen Bindegewebsplatte, der Membrana spheno-obturatoria, die auf

Stadium 48a deutlich ist (Taf. LXXIII, Fig. 22—25). Sie ist der Vorläufer der späteren Schädelseitenwand in dieser Gegend, entsteht aber nicht in der Ebene der Seitenwand des primordialen Craniums, sondern viel weiter lateral. Ihr langer dorsaler Rand setzt sich am Ventralrand der Commissura orbitoparietalis und an der Aussenfläche der Radix anterior der Ala orbitalis an, der kurze ventrale Rand an dem Seitenrand des frei vorspringenden Abschnittes der Ala temporalis. Womit die Ausbildung der Membran zusammenhängt, lässt sich nicht sicher sagen; vielleicht spielen dabei die Muskeln eine Rolle, wenigstens ist Thatsache, dass schon auf Stadium 48 der M. pterygoideus externus und der M. temporalis anterior sich mit ihren Ursprüngen an ihr befestigen (Taf. LXXIII, Fig. 23). So ist jetzt medial von der Membran ein besonderer Raum, eben das Cavum epiptericum, entstanden, das die oben genannten Nerven eingelagert enthält. Bei der starken Ausdehnung der Membran nach vorn hin (bis auf die Radix anterior der Ala orbitalis) erstreckt sich auch das Gebiet des abgeschlossenen Raumes weit rostralwärts, über die Ala temporalis hinweg. Dieser vorderste Theil erhält einen Boden durch das Palatinum und eine mediale Begrenzung durch das Parasphenoid, die Fissura pseudooptica, die Taenia clino-orbitalis, ja sogar noch durch den hinteren Theil der Nasenkapsel-Seitenwand. Am Vorder- und Hinterrand der Membrana spheno-obturatoria (die aber beide nicht ganz scharf bestimmbar sind) geht das Bindegewebe des Cavum epiptericum in das der grossen Orbitotemporalgrube über, und hier dringen auch die Nerven des Cavums aus diesem heraus: der R. mandibularis des Trigeminus am Hinterrand der Ala temporalis, die übrigen Nerven (erster und zweiter Trigeminusast, Abducens, Trochlearis, Oculomotorius und Opticus) am Vorderrand der Membran.

Im Laufe der weiteren Entwickelung erfolgt eine Vergrösserung der Membran und damit des von ihr abgeschlossenen Raumes in caudaler wie in rostraler Richtung. Es verdichtet sich also auch vor der Ohrkapsel das Bindegewebe zu einer festeren Lage, die von der Commissura orbitoparietalis aus sich längs des Limbus praecapsularis derselben ventralwärts bis zur Schneckenkapsel und bis zum Pterygoid erstreckt, dabei natürlich vor der Pars superior der Ohrkapsel eine Lücke für den Durchtritt des Sinus transversus lassend. Das Pterygoid (Textfig. 36, p. 617) ist auf Stadium 50 zum ersten Mal aufgetreten, es hat seine Lage ventral von der Pars cochlearis der Ohrkapsel und von dem hinteren Theil der Ala temporalis, und tritt unter dem letzteren lateralwärts bis an den R. mandibularis des Trigeminus vor, der vom Ganglion aus ventralwärts zieht. Durch das Pterygoid erhält der hintere Theil des Cavum epiptericum einen ventralen Abschluss, durch die Ausdehnung der Lamina spheno-obturatoria wird zugleich sein lateraler Abschluss in caudaler Richtung vervollständigt, und es bleibt hier nur ein Foramen, das Foramen pseudoovale für den N. mandibularis bestehen, das über dem lateralen Rande des Pterygoids gelegen ist und vorn wie hinten durch die Membrana spheno-obturatoria begrenzt wird. In rostraler Richtung erfolgt ebenfalls noch eine Vergrösserung der Platte, indem das vordere Ende ihres oberen Befestigungsrandes von der Radix anterior der Ala orbitalis auf die laterale Wand der Nasenkapsel heruntergreift. So wird das Cavum epiptercium auch nach vorn hin noch weiter geführt und zwar, wie Textfig. 45 (p. 628) zeigt, in Form eines engen Kanales, der medial durch das Parasphenoid und die Seitenwand des hintersten Abschnittes der Nasenkapsel, ventral durch das Palatinum nebst dem vorderen Fortsatz der Ala temporalis, lateral durch die Membrana spheno-obturatoria begrenzt wird. Am Vorderrand der Membran öffnet er sich durch ein enges Foramen pseudo-spheno-orbitale in die Orbita. Beide Lücken, das Foramen pseudoovale und das For. pseudo-spheno-orbitale, werden durch den untersten verschmälerten Theil der Membrana spheno-obturatoria, der an der Ala temporalis ansetzt, von einander getrennt.

Durch die weite Ausdehnung der Membrana spheno-obturatoria in caudaler wie in rostraler Richtung werden auch der vordere Theil des Ganglion oticum (hinten) und das Ganglion sphenopalatinum (vorn) in den Raum des Cavum epiptericum eingeschlossen. (Ueber die Lage der Ganglien s. p. 628 u. 629.)

Auf dem Zustand einer bindegewebigen Membran bleibt die Membrana spheno-obturatoria sehr lange bestehen; auch an einem jugendlichen macerirten Schädel von 9,35 cm Länge, auf dem alle Ersatzknochen vorhanden waren, beschreibt VAN BEMMELEN an der Stelle der Membran in der Hauptsache eine große Lücke, und nur einen ersten Anfang der Verknöcherung. Wie diese Verknöcherung erfolgt, ist im Einzelnen noch nicht verfolgt worden; jedenfalls schliesse ich aber aus einem Vergleich der Befunde auf Stadium 51a und am erwachsenen Schädel, dass aus der Ossification der Platte zwei Gebilde hervorgehen: das sogenannte „Alisphenoid" VAN BEMMELEN's und das „Temporalflügelchen des Palatinums" desselben Autors. Diese Auffassung steht im Einklang mit der von VAN BEMMELEN selbst, abgesehen davon, dass dieser die Membrana spheno-obturatoria als besondere Bindegewebsmembran nicht erwähnt. Der grösste Theil der Membran lässt das Alisphenoid VAN BEMMELEN's entstehen, das ich lieber als knöcherne Lamina spheno-obturatoria bezeichne, und von dem der genannte Forscher angiebt, dass sein Wachsthum von zwei Stellen aus erfolge: hauptsächlich von hinten her, „wo die Platte unter dem Squamosum hervorwächst", und in viel geringerem Grade von vorn-unten her. „Beide Verknöcherungen verschmelzen bald, unter Obliterirung der kurzen Naht". An ihren Rändern geht die so entstandene einheitliche Knochenplatte, wie aus der Darstellung VAN BEMMELEN's erhellt, Verbindungen mit verschiedenen Knochen ein, die sich in der Umgebung des Cavum epiptericum gebildet haben.

Nach VAN BEMMELEN sind das: dorsal die verknöcherte Commissura orbitoparietalis (Theil des „Os orbitosphenoidale"), caudal das Squamosum und Petrosum, ja ganz ventral auch noch das Pterygoid, vorn die verknöcherte Seitenwand des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel, ventral das Temporalflügelchen des Palatinums. Sind diese Angaben VAN BEMMELEN's, denen auch die Fig. 1 auf Taf. XXXII der BEMMELEN'schen Arbeit entspricht, richtig, so würde ein Theil der Membrana spheno-obturatoria auch im erwachsenen Schädel unverknöchert bleiben, nämlich der, der dicht vor der Ohrkapsel liegt und sich an diese resp. den präcapsulären Streifen der Commissura orbitoparietalis anschliesst. Denn anders wäre es sonst nicht möglich, dass in dieser Gegend das Squamosum zur directen Antheilnahme an der Begrenzung des Schädelraumes gelangt. Im Beuteljungenstadium liegt es aussen von der Membrana spheno-obturatoria. Mit Rücksicht darauf, dass bei *Ornithorhynchus* sich das „Alisphenoid" in ganzer Höhe bis zum Petrosum ausdehnt (VAN BEMMELEN, Taf. XXXII, Fig. 4) möchte ich es nicht für unmöglich halten, dass auch bei alten *Echidnae* das Gleiche der Fall ist, und dass das Squamosum somit der Lamina spheno-obturatoria auch nach der Ossification nur aussen anliegt (s. auch Squamosum).

Der kurze ventrale Rand der Lamina spheno-obturatoria tritt in Verbindung mit dem „Temporalflügelchen des Palatinums". Mit diesem Namen belegt VAN BEMMELEN die schmale Knochenlamelle, die am erwachsenen Schädel das Foramen pseudospheno-orbitale von dem Foramen pseudoovale trennt (s. Textfig. 4B von BEMMELEN). An dem jugendlichen, noch mit Nähten versehenen Schädel stand es schon in Homocontinuität mit dem lateralen Rande der Pars horizontalis des Palatinums, war dagegen noch durch Nähte von dem „Alisphenoid" (hinten-oben) und dem „Orbitosphenoid" (vorn-oben) getrennt. Wie oben schon bemerkt, kann kaum ein Zweifel daran sein, dass diese Knochenlamelle aus dem ventralen Theil der Membrana spheno-obturatoria hervorgeht, wie denn auch VAN BEMMELEN zu dem Schluss kommt, dass sie dem Palatinum fremd, und mit dem „Alisphenoid" auf eine Stufe zu stellen ist. Direct beobachtet wurde ihre Ossification bisher nicht; dieselbe muss früher erfolgen als die des „Alisphenoids".

Wenn, was eigentlich kaum zu bezweifeln ist, das „Temporalflügelchen des Palatinums" aus der Ossification des untersten Theiles der Membrana spheno-obturatoria hervorgeht, so bleibt seine Verschmelzung mit dem lateralen Rande des Palatinums auffallend, da ja auf Beuteljungenstadien der untere Rand der Membrana spheno-obturatoria nicht eigentlich an dem Palatinum, sondern an dem lateralen Rande der Ala temporalis ansetzt, deren Processus anterior dem Palatinum aussen anliegt (Textfig. 45, p. 628).

Doch steht diese Thatsache in Einklang mit der bereits erörterten, dass der laterale Theil der Ala temporalis im ausgebildeten Schädel überhaupt vermisst wird, sei es dass er zu Grunde geht, sei es dass er nur in knorpeligem Zustand erhalten bleibt (s. p. 649). Jedenfalls zeigt die Entwickelung, dass der ventrale Rand der Membrana spheno-obturatoria anfangs mit der Ala temporalis zusammenhängt, und dass erst später die aus ihrer Verknöcherung hervorgehende Platte diesen Zusammenhang aufgiebt, um die Verbindung mit dem Palatinum zu erlangen. Auf die Bedeutung dieser Thatsache wird unten eingegangen werden.

Durch die Verknöcherung der Lamina spheno-obturatoria wird dann das ganze Cavum epiptericum definitiv von der Orbitotemporalgrube abgetrennt und dem Schädelraum zugetheilt. Dadurch werden zugleich die Taenia clino-orbitalis, die beiden durch sie getrennten Fenster (Fissura pseudooptica und Fenestra sphenoparietalis), der vordere Theil des Parasphenoids und der hintere Theil der Nasenkapselseitenwand, ferner von Nerven der Opticus, Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, das Ganglion Trigemini, ausgedehnte Anfangsstrecken des R. ophthalmicus und des R. maxillaris superior, der kurze Anfangstheil des R. mandibularis, das Ganglion sphenopalatinum und der vordere Theil des Ganglion oticum, endlich der Sinus cavernosus in die definitive Schädelhöhle eingeschlossen. Der Zuwachs, den die letztere durch die Einverleibung des Cavum epiptericum erfährt, ist recht beträchtlich, wie sich aus der Betrachtung des erwachsenen Schädels ergiebt. Hier erscheint als einzige Andeutung der ursprünglichen Grenze des Cavum epiptericum gegen das primordiale Cavum cranii jederseits die Taenia clino-orbitalis; das lateral von dieser gelegene Gebiet der mittleren Schädelgrube ist in seinem basalen Abschnitt auf das Cavum epiptericum zurückzuführen. Der vorderste Theil desselben erscheint auch am erwachsenen Schädel als eine enge kanalartige Fortsetzung der Schädelhöhle, die neben der Seitenwand der Nasenkapsel, überwölbt von dem Wulst der Lamina infracribrosa, nach vorn führt und mit dem Foramen pseudo-sphenoorbitale in die Orbita mündet. Dieses Foramen sowie das Foramen pseudoovale werden durch die Ossification der Membrana spheno-obturatoria ebenfalls allseitig knöchern begrenzt. Das Foramen pseudo-sphenoorbitale erhält dann seine Begrenzung durch das „Temporalflügelchen des Palatinums“ (lateral), die verknöcherte Nasenkapselseitenwand (medial) und das Palatinum (ventral); das For. pseudoovale: durch die Lamina spheno-obturatoria (oben), das Pterygoid (unten) und das „Temporalflügelchen des Palatinums“ (vorn). Durch die beiden Foramina treten die Nerven der mittleren Schädelgrube aus. Die auffallende Thatsache, dass am erwachsenen Schädel das Pterygoid und das Palatinum am Boden der mittleren Schädelgrube in sehr grosser Ausdehnung frei zu Tage liegen, während der Seitentheil der Ala temporalis vermisst wird, wurde schon oben (p. 649, 660, 663) behandelt; sie weist darauf hin, dass das Cavum epiptericum auch in späten Stadien sich noch beträchtlich ausweitet.

Ausser den beiden genannten Oeffnungen, dem Foramen pseudo-sphenoorbitale und dem Foramen pseudoovale, bleiben bei dem lateralen Abschluss der mittleren Schädelgrube noch zwei kleinere Auslassöffnungen bestehen: die Fissura petropterygoidea und der Canalis prooticus. Die Fissura petropterygoidea ist eine enge Spalte zwischen dem Petrosum und dem Pterygoid, eine Communication zwischen der mittleren Schädelgrube und der Fossa tympanica. Vor der Bildung des Pterygoids geht das Cavum epiptericum in das Gebiet der späteren Fossa tympanica (aussen-ventral von der Schneckenkapsel) ohne Grenze über; durch das Pterygoid, das sich an die Unterfläche der Schneckenkapsel anlegt, werden beide Räume bis auf jene Spalte von einander getrennt. Im Bereich der letzteren liegt das Ganglion oticum. Einen ganz anderen Charakter besitzt der Canalis prooticus, die durch die Ossification knöchern umwandete Austrittsöffnung des Sinus transversus. Er ist ein Rest der ursprünglichen Fenestra sphenoparietalis und führt aus dem dorsalen Abschnitt der mittleren Schädelgrube heraus, d. h.

aus dem Gebiet, das medial von der Commissura orbitoparietalis liegt, und somit von vornherein einen Theil des Cavum cranii primordiale bildete. Seine Umgebung verknöchert im Zusammenhang mit dem Petrosum (s. p. 645).

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

1) Trabeculae baseos cranii. Die Frage, ob den Säugern besondere Trabekel zukommen, ist bekanntlich verschieden beantwortet worden. Während PARKER (1874) für das Schwein deutlich abgegrenzte Trabekel beschrieb, bestritt KÖLLIKER (1879) auf Grund der Untersuchung des Kaninchenschädels ihr Vorkommen für die Säugethiere mit aller Entschiedenheit und erklärte sogar, dass beim Kaninchen die knorpelige Schädelbasis in der Gegend der Sella turcica von vornherein einheitlich, nicht einmal von einem Kanal für den Hypophysengang durchbohrt sei. Dagegen hat GIUSEPPE LEVI (1900) beim Menschen constatirt, dass „der craniale Abschnitt des Keilbeinkörpers“ in frühen Stadien „durch das kernreiche Bindegewebe, welches den Hypophysenkanal umgiebt, in zwei paarige Anlagen getrennt wird“, und in Stadium B werden im Boden der Sella turcica geradezu zwei kleine Knorpelherde beschrieben, die in der Mitte durch kernreiches Bindegewebe getrennt sind. Den Vergleich derselben mit Trabekeln und überhaupt einen paarigen Ursprung des Bodens der Sella turcica lehnt aber LEVI ab; die Paarigkeit ist ihm nur eine scheinbare, durch den Hypophysengang bedingte. Neuerdings hat endlich NOORDENBOS (1905) bei Nachprüfung der PARKER'schen Angaben gefunden, dass auch beim Schwein keine paarigen Trabekel angelegt werden. Dasselbe giebt er für Maulwurf, Kaninchen und Rind an.

Bei *Echidna* glaube ich nun aber doch von „Trabekeln“ reden zu sollen. Die Thatsachen lehren, dass man dem Knorpelboden der Sella turcica bei *Echidna* doch wohl eine paarige Entstehung zuschreiben muss, denn wenn auch schon auf Stadium 44 eine Vereinigung der beiden lateralen Knorpelherde vor dem Hypophysenstiel erfolgt war, so zeigten sich doch die lateralen Theile in der Verknorpelung viel weiter vorgeschritten, jene Vereinigung also als secundär eingetreten. Die Trabekel der niederen Wirbelthiere sind aber doch schliesslich auch nichts anderes als paarige neben der Hypophyse gelegene, selbständig auftretende Knorpelherde. Ob dabei die Form einer drehrunden Spange mehr oder weniger ausgebildet ist, und ob beide Anlagen ihre Selbständigkeit länger oder kürzer bewahren, darauf kommt es bei der morphologischen Beurtheilung nicht an. Uebrigens stimmen die beiden Knorpelherde von *Echidna* auch noch in einem anderen topographischen Momente mit den Trabekeln der niederen Wirbelthiere überein: die inneren Carotiden steigen medial von ihnen zum Gehirn empor. Ich meine also, dass wir berechtigt sind, bei *Echidna* von paarigen Trabekeln zu reden. Ihre völlige mediane Verschmelzung zu einem soliden knorpeligen Balkenboden zeichnet *Echidna* gegenüber den Reptilien aus, bei denen am Chondrocranium eine weite Fenestra hypophyseos besteht, die durch das einheitliche Parabasale verschlossen wird.

Bei anderen Säugern kann, den vorliegenden Angaben zufolge, die paarige Entstehung des Bodens der Sella turcica mehr oder minder verwischt sein, und die Verknorpelung von vornherein mehr einheitlich erfolgen. Doch kommen hier, wie NOORDENBOS kürzlich beschrieben hat, auch ganz eigenartige Erscheinungen zur Beobachtung. Der genannte Forscher fand nämlich bei Maulwurfembryonen unterhalb der Hypophyse vier Knorpelinselchen, zwei rechts und zwei links von der Medianebene, hin und wieder auch noch zwei weitere median gelagerte, eins zwischen dem rostralen Paar und eins hinter dem caudalen Paar. Durch Verschmelzung der einzelnen Inseln entsteht eine einheitliche Knorpellamelle, in der zunächst eine runde, von dem Hypophysenstiel eingenommene Oeffnung erhalten bleibt. NOORDENBOS bezeichnet diese Platte auf VAN WIJHE's Vorschlag als Polplatte, Lamina polaris, zum Ausdruck dafür, dass sie am Vorderende der Chorda dorsalis, das in gewissem Sinne den Vorderpol des Embryo darstellt, gelegen ist. Die Arteria carotis interna liegt lateral von der Polplatte und wird dann dadurch in ein Foramen caroticum

eingeschlossen, dass sich lateral wie medial von ihr die Polplatte durch eine Knorpelbrücke mit dem rostralen Pol der Pars cochlearis capsulae auditivae verbindet. (Medial von der medialen dieser Brücken bleibt die Fenestra basicochlearis anterior.)

Aus dieser Schilderung geht hervor, dass die Polplatte von NOORDENBOS nach ihrem Verhalten zur Hypophyse und zum vorderen Ende der Chorda dorsalis durchaus dem Balkenboden von *Echidna* entspricht, und es muss auffallen, dass NOORDENBOS die Frage, ob seine Polplatte nicht die beiden mit einander verschmolzenen Balken repräsentiere, gar nicht erörtert hat. Der Grund dafür liegt in der irrigen Vorstellung, die NOORDENBOS von den Trabekeln der niederen Wirbelthiere hat. Er beschreibt bei *Talpa* eine zwischen den Nasensäcken in der Medianebene gelegene Knorpelspange, die von dem Vorderrande der Basalplatte anfangs durch einen grossen Zwischenraum getrennt ist, und bemerkt dazu: „Bekanntlich werden bei Selachiern, Amphibien, Reptilien und Vögeln in jener Gegend des Kopfes, wo beim Maulwurf eine unpaarige Knorpelspange entsteht, paarige Knorpelstreifen angelegt, die als Trabeculae cranii bekannt sind. Diese Balken dehnen sich jedoch weiter caudalwärts aus, da sie z. B. bei den Haifischen und Amphibien mit ihrem Hinterende die Hypophysis cerebri umgreifen. Da jedoch der Knorpelbalken, der beim Maulwurf zwischen den Nasensäcken ventral vom Telencephalon erscheint, wenigstens mit einem Theil der Trabeculae der niederen Wirbelthiere homolog sein muss, werde ich den Namen Trabekelplatte für diese Knorpelspange anwenden.“ Diese Auseinandersetzung entspricht der Vorstellung, die man seit RATHKE's Zeiten von den Trabekeln hat, keineswegs. Als paarige Knorpelstreifen finden sich die Trabekel mit Regelmässigkeit nur zu d e n S e i t e n d e r H y p o p h y s e; sie k ö n n e n auch davor noch eine Strecke weit paarig bleiben (bei platybasischen Schädeln), vereinigen sich aber häufig genug auch schon dicht vor der Hypophyse zu einem unpaaren Balken. So bei tropibasischen Schädeln, speciell bei Sauriern und Vögeln. Zwischen den Nasensäcken wird man auch bei den letzteren vergeblich nach paarigen knorpeligen Trabekeln suchen. Somit ist auch bei den Säugern die Umgebung der Hypophyseneinstülpung der Ort, wo nach ihnen zu suchen ist, und hier finden sie sich auch bei *Echidna* thatsächlich. Gegen den Vergleich der „Polplatte“ beim Maulwurf mit dem „Balkenboden“ von *Echidna* könnte höchstens ein Moment angeführt werden: nämlich die Lage der Arteria carotis interna. Bei allen niederen Wirbelthieren tritt dies Gefäss medial von dem Balken in das Cavum cranii, wobei es entweder einfach die weite Fenestra hypophyseos benutzt oder eine von dieser besonders abgetrennte Oeffnung. Auch bei *Echidna* liegt die Arterie medial von dem als Balken aufgefassten Knorpelband. Dagegen findet sie sich bei *Talpa* und, wie es scheint, bei allen placentalen Säugern erheblich weiter lateral. Als Erklärung dafür sind zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder: es hat sich nur die Durchtrittsstelle des Gefässes durch die Schädelbasis lateralwärts verschoben, wie sich ja auch Nervenöffnungen verschieben können. Man würde sich das als ein „Durchschneiden“ des Gefässes durch den Skeletboden des Schädels zu denken haben, wodurch Theile, die früher lateral von dem Gefäss lagen, nun an seine mediale Seite gekommen wären. In diesem Falle würde man also der Lage des Gefässes keine ausschlaggebende Bedeutung für die Homologisirung der Skelettheile beimessen und in der Polplatte von *Talpa* die Balkenplatte von *Echidna* zu sehen haben, von dieser nur unterschieden durch eine besondere Art der Verknorpelung. Oder: es hat sich mit dem Gefäss auch der lateral von ihm gelegene „Balken“ lateralwärts verschoben, vielleicht dadurch, dass die mediane Knorpelmasse zwischen den beiderseitigen Gefässen sich stark verbreiterte. In diesem Fall würde man also die Trabecula von *Talpa* in der Knorpelspange zu suchen haben, die das Carotisloch aussen begrenzt und hinten an der Pars cochlearis der Ohrkapsel befestigt ist. Dann wäre die „Polplatte“ eben nur der mediane Theil des Balkenbodens von *Echidna*. Ich meinerseits halte die zuerst genannte Auffassung für die wahrscheinlichere und glaube somit, dass die „Polplatte“, die NOORDENBOS beschreibt, nichts weiter ist als der in besonderer Weise verknorpelnde Balkenboden. (Bezüglich der „Trabekelplatte“ siehe Ethmoidalregion.)

2) F o r a m e n c a r o t i c u m, F o r a m e n l a c e r u m. Den Besitz eines allseitig knorpelig umrandeten Foramen caroticum, das die Basis des embryonalen Knorpelschädels hinten-seitlich von der Hypophysengrube durchsetzt, theilt *Echidna* zwar nicht mit allen, aber doch mit vielen Säugern. Ich habe darüber schon früher (1902) gehandelt und auch gezeigt, dass dieses primäre Foramen caroticum der Säuger im Wesentlichen der Eintrittsstelle der Carotis in den Schädel bei den niederen Vertebraten entspricht. Das einzige Unterscheidungsmoment, die Lage zu der Trabekel, wurde oben besprochen. Eine Oeffnung, die als Foramen lacerum anterius zu bezeichnen wäre, besteht am ausgebildeten *Echidna*-Schädel nicht; was VAN BEMMELEN mit diesem Namen belegt, verdient denselben nicht (s. p. 642).

Ueber die Frage, was man am Säugerschädel als Foramen lacerum (anterius) zu bezeichnen habe, herrscht in der Literatur eine merkwürdige Unklarheit. Da der Name der menschlichen Anatomie ent-

stammt, so ist von da auch die Definition zu holen, und somit bedeutet For. lacerum die Oeffnung, die am ausgebildeten Schädel zwischen der vorderen Spitze der Felsenbeinpyramide und dem Hinterrand der Ala temporalis liegt, von dem Foramen caroticum durch die Lingula getrennt ist, aber auch mit demselben zusammenfliessen kann. Der gleiche Zwischenraum besteht auch schon am Chondrocranium, zwischen Ohrkapsel und Ala temporalis, nur besitzt er hier keine laterale Begrenzung, sondern öffnet sich weit. Der laterale Abschluss erfolgt erst secundär dadurch, dass eine Verbindung zwischen dem Hinterrand der Ala temporalis und der Ohrkapsel, resp. zwischen der an die Stelle beider tretenden Ersatzknochen sich ausbildet. Auch schon am Knorpelschädel kann die Carotis durch den innersten Theil dieses Zwischenraumes hindurchtreten; in anderen Fällen trennt eine Knorpelbrücke (E. Fischer's Trabecula alicochlearis; die Synchondrosis sphenocochlearis lateralis von Noordenbos) das Foramen caroticum von jenem Zwischenraum ab. Bei *Echidna* ist am Knorpelschädel jener Zwischenraum natürlich auch vorhanden; er wird aber dann durch das Pterygoid verschlossen. — Die besondere Fissur, die bei manchen Säugern (*Talpa, Bos*) zwischen dem vorderen Abschnitt der Ohrkapsel und der Basalplatte liegt, und die von Fischer fälschlich als Foramen lacerum bezeichnet wurde, hat mit einem solchen nichts zu thun; um sie von ihm zu unterscheiden, nannte ich sie Fissura basicochlearis (1905b, p. 825). Bei *Echidna* fehlt sie. Im Uebrigen wurde sie schon bei der Oticalregion behandelt (p. 682, 686).

3) Ala orbitalis und ihre Verbindungen. Taenia clino-orbitalis. Wie bei den von Noordenbos untersuchten Säugern verknorpelt auch bei *Echidna* die Ala orbitalis selbständig und verbindet sich erst secundär mit anderen Theilen des Craniums. Die Verbindung mit basalen Schädeltheilen erfolgt auch bei *Echidna* durch zwei Wurzeln, eine kräftigere Radix anterior und eine schwächere Radix posterior, doch zeigen diese beiden Wurzeln in ihrem Verhalten wichtige Unterschiede gegenüber denen bei den anderen, bisher daraufhin untersuchten Säugern. Die Radix anterior erstreckt sich bei den Säugern in der Regel vor dem N. opticus und hinter dem Planum antorbitale der Nasenkapsel medialwärts bis an den meist einen schmalen medianen Balken darstellenden Knorpelboden des vordersten Theiles der Orbitotemporalregion und verschmilzt mit diesem. Dabei liegt sie der Hinterfläche des Planum antorbitale mehr oder minder eng an, bleibt aber meist von ihr, wenigstens auf bestimmten Embryonalstadien, durch einen mit Bindegewebe erfüllten Spalt von ihr getrennt. Anders bei *Echidna* (Taf. LXIX, Fig. 6). Hier dehnt sich, wie wir gesehen haben, die Nasenhöhle jeder Seite schon sehr frühzeitig weit caudalwärts unter das Gehirn (bis nahe an die Hypophyse) aus, das skeletbildende perirhinische Gewebe an ihrem Caudalumfang wird dadurch gleichfalls schon vor der Verknorpelung weit caudalwärts geschoben, und offenbar in Folge davon kommt der mediale Abschnitt der Radix anterior alae orbitalis nicht mehr zur selbständigen Ausbildung; seine Anlage muss entweder als ganz unterdrückt oder als mit der des Planum antorbitale verschmolzen angesehen werden. Jedenfalls findet sich bei *Echidna* statt der zwei Skelettheile, des Planum antorbitale und des medialen Abschnittes der Radix anterior alae orbitalis, nur die einheitliche Lamina infracribrosa, an der sogar schon auf Bindegewebsstadium eine Zusammensetzung aus zwei Lamellen nicht nachweisbar ist, und die auf diesem Stadium jedenfalls mehr den Eindruck macht, dass sie wesentlich als Planum antorbitale aufzufassen ist (s. Ethmoidalregion). Die Folge dieser Ausdehnung der Nasenhöhle ist also, dass die Radix anterior der Ala orbitalis bei *Echidna* nur sehr kurz ist und sich nicht mit der eigentlichen Schädelbasis, sondern mit der Nasenkapsel lateral von der Fenestra cribrosa vereinigt. Jene, die vordere orbitotemporale Schädelbasis, die bei den Säugern meist einen medianen, schmalen Balken darstellt, ist bei *Echidna* als hinterer Abschnitt des Septum nasi in die Nasenkapsel eingeschlossen worden (s. Ethmoidalregion).

Ob die Ausbildung der einheitlichen Lamina infracribrosa, wie sie sich bei *Echidna* findet, innerhalb einer Vorfahrenreihe stattfand, die bereits typischen Säugercharakter besass, oder ob sie direct an primitive Reptilienzustände anknüpfte, entzieht sich bisher unserer Kenntniss. Beides ist denkbar. Für die Ala orbitalis der Säuger haben wir bei den Reptilien die homologe Bildung in der von mir als Planum supraseptale bezeichneten Knorpelplatte, die über dem Septum interorbitale den Boden des vordersten verjüngten Abschnittes des Cavum cranii bildet. Bei *Sphenodon* reicht nach Schauinsland (s. Textfig. 59,

p. 702) das Planum supraseptale in ziemlich beträchtlicher Breite nach vorn bis zum Hinterrand der Fenestra olfactoria. (Bei den Sauriern sind, wie weiter unten noch zur Sprache kommen wird, die Verhältnisse etwas anders.) Auch von diesem reptilischen Zustand aus lässt sich die Verschmelzung des Planum antorbitale mit dem medialen Theil des Planum supraseptale als Folge starker caudaler Ausdehnung der Nasenhöhle sehr gut verstehen.

Auch die Radix posterior der Ala orbitalis zeigt bei *Echidna* ein anderes Verhalten als bei den anderen Säugern. Bei den letzteren zieht sie direct medialwärts zum vordersten Theil der orbitotemporalen Schädelbasis und kann ihrer Lage nach als Taenia metoptica bezeichnet werden, da sie hinter dem Opticus liegt, das Foramen opticum caudal begrenzend. Bei *Echidna* dagegen nimmt sie einen viel schräger nach hinten gerichteten Verlauf und lässt ausser dem Opticus auch den Oculomotorius vor sich austreten. Da sie erst zur Seite der Hypophysengrube sich mit der Schädelbasis verbindet, so habe ich sie (1902) als Taenia clino-orbitalis bezeichnet, während die vor ihr gelegene Nervenaustrittsstelle den Namen Fissura pseudooptica erhielt. Der Umstand, dass durch letztere auch der Oculomotorius austritt, würde an sich noch nicht genügen, um sie von dem Foramen opticum der übrigen Säuger zu unterscheiden, da die Austrittsstelle eines Nerven aus dem Cranium eine Verschiebung erleiden kann, wie sich das ja auch bei *Echidna* sehr schön in dem Verhalten des Hypoglossus zeigt (s. Occipitalregion), aber der verschiedene Verlauf der Taenia metoptica und der Taenia clino-orbitalis machen es doch sehr unwahrscheinlich, dass beide Spangen die gleiche Bildung darstellen.

Wie sich die Verschiedenheiten zwischen *Echidna* und den übrigen Säugern ausgebildet haben, entzieht sich bisher unserer Kenntniss; am meisten berechtigt dürfte es sein, sie nicht von einander, sondern von einem gemeinsamen Ausgangszustand abzuleiten. Die Möglichkeit dazu liegt schon in dem, was bisher über die Verhältnisse bei den Reptilien bekannt ist. Das Foramen opticum, wie es die Säuger gewöhnlich zeigen, entspricht im Wesentlichen dem, wie es sich z. B. bei *Lacerta* findet (Gaupp 1900, p. 538); dasselbe gilt dann auch von der Taenia metoptica, wenn dieselbe bei den Reptilien auch eine etwas andere Form besitzt. Für *Echidna* könnte man eine Verschmelzung des Foramen opticum der Reptilien mit der dahinter gelegenen Fenestra metoptica annehmen, deren hintere Begrenzungsspange bei *Lacerta* auch zur Seite der Sella turcica wurzelt, wie die Taenia clino-orbitalis von *Echidna* (vergl. Textfig. 58, p. 702 mit Taf. LXIX, Fig. 6). Damit würde nur der eine Punkt nicht stimmen, dass die Fenestra metoptica von *Lacerta* ausser dem Oculomotorius auch den Trochlearis herausleitet, während die Fissura pseudooptica von *Echidna* den Trochlearis nicht mit aufgenommen hat. Das ist aber sicherlich von untergeordneter Bedeutung, wie sich schon daraus ergiebt, dass nach Schauinsland bei *Sphenodon* auf jungen Stadien das Trochlearisloch vom Oculomotoriusloch getrennt ist. Somit ist es gut möglich, die Verhältnisse bei *Echidna* und den übrigen Säugern von einem gemeinsamen, bei Reptilien zu suchenden Ausgangszustand abzuleiten. Die Taenia metoptica und die Taenia clino-orbitalis wären nach dieser Auffassung nicht die gleichen Spangen, aber doch einander verwandt: beide sind Reste der ursprünglichen Seitenwand des Chondrocraniums in der Orbitotemporalregion, wie ich das schon in meiner Arbeit über die Ala temporalis (1902) aussprach. Als Grund dafür, dass bei den meisten Säugern eine mehr vorn, bei *Echidna* eine mehr hinten wurzelnde Spange als Radix posterior der Ala orbitalis übrig geblieben ist, kann die starke Entfaltung der Nasenkapsel in caudaler Richtung bei *Echidna* angeführt werden. Durch sie wird der vordere Theil der orbitotemporalen Schädelbasis, der dem Septum interorbitale der Reptilien entspricht und ursprünglich beiden Wurzeln der Ala orbitalis zur Befestigung dient, in das Gebiet der Nasenkapsel eingeschlossen. Wie dadurch das besondere Verhalten der Radix anterior der Ala orbitalis bei *Echidna* seine Erklärung findet, so wird es dadurch auch verständlich, dass hier statt der mehr vorn gelegenen Taenia metoptica eine mehr caudal wurzelnde Spange (Taenia clino-orbitalis) als Radix posterior der Ala orbitalis übrig geblieben ist. (Siehe auch die allgemeinen Bemerkungen über die Ethmoidalregion.)

Was die beiden letzten Brücken anlangt, durch die sich die Ala orbitalis mit anderen Theilen des Schädels in Verbindung setzt, die Commissura orbitoparietalis und die Commissura sphenoethmoidalis, so sind dieselben auch von anderen Säugern her schon bekannt und lassen sich auch auf Theile des Reptilschädels leicht zurückführen. Von der Commissura orbitoparietalis zeigte ich schon früher (1900, p. 535), dass sie mit der Taenia marginalis des Saurierschädels (Textfig. 58) verglichen

werden muss (s. auch GAUPP 1902, p. 193). Das, worauf es ankommt, ist, dass sie den oberen Randabschnitt der ursprünglichen Schädelseitenwand darstellt.

Die Commissura spheno-ethmoidalis, die von der Ala orbitalis zum Dach der Nasenkapsel zieht und vor der Fenestra olfactoria in dasselbe übergeht, ist ebenfalls schon bei Reptilien vorhanden. Der Analyse dieser Gegend des Säugerschädels, die ich früher schon (1900) gegeben habe, kann ich jetzt einige Punkte hinzufügen. Damals war mir bloss das *Lacerta*-Cranium genauer bekannt; seitdem aber ist durch SCHAUINSLAND (1900) auch das Cranium von *Sphenodon* eingehend geschildert worden, das vielfach primitivere Zustände darbietet und dadurch auch in manchen Punkten leichter den Anschluss der Säuger gestattet. Dass die Ala orbitalis der Säuger aus dem Planum supraseptale der Reptilien hervorgegangen ist, kann keine Frage sein. Dieses Planum supraseptale ist nun bei *Lacerta* nur in reducirtem Zustande vorhanden. Nur sein hinterer Abschnitt bildet eine breite Platte, der vordere dagegen einen sehr schmalen Streifen, der dicht neben der Mittellinie hinzieht und vorn in die Cartilago spheno-ethmoidalis übergeht (Textfig. 58). Die letztere wurzelt in Folge desen am dorsalen Rand des Septum interorbitale und zieht von hier schräg nach vorn-aussen zum Dach der Nasenkapsel. Darin liegt ein scheinbarer Unterschied gegenüber der Commissura spheno-ethmoidalis der Säuger, die ja von der Ala orbitalis, also von einem viel weiter lateral gelegenen Knorpeltheil ausgeht (Taf. LXIX, Fig. 6). Dass dieser Unterschied aber thatsächlich ein scheinbarer ist, lehren die Verhältnisse bei *Sphenodon*, die sich vermittelnd zwischen die bei Sauriern und die bei Säugern stellen. Hier erstreckt sich nämlich (Textfig. 59) das Planum supraseptale in gleich bleibender Breite nach vorn bis zur Fenestra olfactoria, deren Hinterrand es bildet, und setzt sich dann in eine Knorpelbrücke fort, die die Fenestra olfactoria lateral umzieht und in die Decke der Nasenkapsel übergeht. Das ist also genau das gleiche Verhalten, wie es für die Säuger typisch ist; es charakterisiert zugleich den von *Lacerta* als einen Reductionszustand: die Cartilago spheno-ethmoidalis von

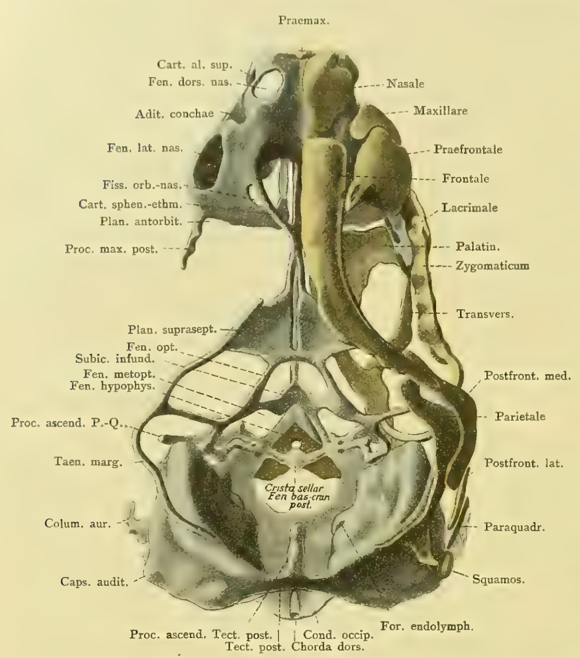


Fig. 58. Schädel eines 47 mm langen Embryos von *Lacerta agilis*. Auf der linken Seite sind die Deckknochen entfernt. Nach einem bei 50-facher Vergrösserúng hergestellten Plattenmodell. Verhältniss der Abbildung zum Modell 1 : 3. (Nach GAUPP 1905 b.)

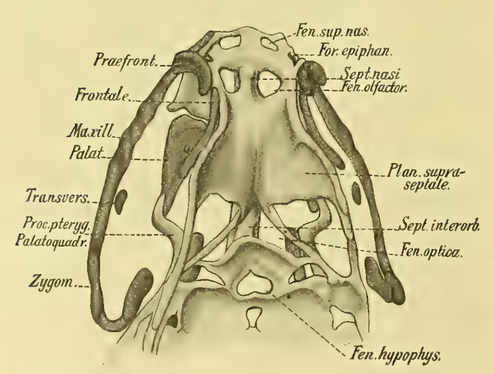


Fig. 59. Vorderer Theil des Schädels eines Embryos von *Sphenodon punctatum* (Schädellänge 4—5 mm). Nach einem bei 60-facher Vergrösserung hergestellten Plattenmodell. Verhältniss der Abbildung zum Modell ca. 1 : 3. (Nach SCHAUINSLAND 1900.)

Lacerta ist der stehen gebliebene vordere Randstreifen des früher ausgedehnteren Planum supraseptale. Somit ist die Commissura spheno-ethmoidalis der Säuger nicht ganz genau gleichwerthig der von *Lacerta*: die letztere ist mehr, sie entspricht nämlich jener Commissur plus der vorderen Randpartie der Ala orbitalis der Säuger resp. des Planum supraseptale von *Sphenodon*. Doch kann der gleiche Name für beide Gebilde beibehalten werden, und dass auch die unter ihnen gelegene Fissura orbitonasalis bei Rhynchocephalen, Sauriern, Säugern dieselbe Bildung darstellt, ist wohl klar. Ueberall leitet sie den N. ophthalmicus aus der Augenhöhle in die Nasenhöhle.

4) Fissura pseudooptica und Fenestra sphenoparietalis. Wie bei allen Säugern, wird auch bei *Echidna* die Seitenwand des Primordialcraniums in der Orbitotemporalregion von zwei Lücken durchsetzt, einer vorderen kleinen und einer hinteren sehr grossen (Taf. LXIX, Fig. 6).

Die vordere kleinere Lücke ist die Fissura pseudooptica von *Echidna*, das Foramen opticum der übrigen Säuger. Ueber das Verhältniss beider Oeffnungen zu einander wurde im vorhergehenden Abschnitt sehr ausführlich gehandelt. Während aber dort die Unterschiede zwischen beiden Oeffnungen besonders betont wurden, möchte ich hier hervorheben, dass dieselben bezüglich ihrer Lage doch sehr grosse Aehnlichkeiten darbieten, besonders wenn man die Fissura pseudooptica in ihrem definitiven Zustand bei der erwachsenen *Echidna* ins Auge fasst, wo sie ja eine beträchtliche Einengung erfahren hat (Textfig. 56, p. 647). Diese weitgehende Uebereinstimmung zwischen beiden Oeffnungen ist nun freilich nicht auf den ersten Blick erkennbar und daher auch den bisherigen Autoren entgangen. Die beträchtliche Ausdehnung der mittleren Schädelgrube in lateraler und ventral-rostraler Richtung bedingt es, dass bei *Echidna* die Fissura pseudooptica ganz in den definitiven Schädelraum eingeschlossen wird und somit von der Orbita her nicht sichtbar ist, im Gegensatz zu dem Foramen opticum der übrigen Säuger, das doch gewöhnlich von der Orbita aus leicht gesehen werden kann. Dieser Gegensatz kommt somit auf Kosten der Gesammtconfiguration und Ausdehnung des Schädels, speciell im vorderen Gebiet der Orbitotemporalregion (p. 648). Für die Nn. opticus und oculomotorius ergiebt sich daraus ein sehr interessantes Verhalten. Die Fissura pseudooptica ist für sie die primäre Austrittsöffnung aus dem Primordialcranium. Diese führt die Nerven aber noch nicht direct nach aussen, sondern noch einmal in den Schädelraum, weil dieser eben sich auch über die distale Apertur der Fissur hinweg ausgedehnt hat. Erst das Foramen pseudo-spheno-orbitale leitet dann als definitive Austrittsöffnung die Nerven aus dem Schädelraum heraus.

Dieses Verhalten ist übrigens nicht ohne Analogie. Einen sehr schönen Parallelfall habe ich schon vor einigen Jahren kennen gelehrt: das Verhalten des N. abducens der Schlangen (Gaupp 1902, p. 183). Derselbe tritt (wenigstens an zwei von mir untersuchten *Dipsadomorphus*-Schädeln) durch einen an typischer Stelle im Basisphenoid gelegenen Abducenskanal hindurch, gelangt aber durch die vordere Oeffnung dieses Kanales noch nicht definitiv aus dem Schädel heraus, sondern wieder in die Schädelhöhle. Aus dieser wird er dann erst durch das grosse Foramen orbitale magnum herausgeleitet. Die Erklärung hierfür gab ich ebenfalls an dem genannten Orte. Der im Basisphenoid gelegene Kanal ist die primäre Austrittsstelle des Abducens aus dem Primordialcranium. Durch die eigenartige Entwickelung der Deckknochen wird aber das Raumgebiet, in das er nach seinem Austritt aus dem Kanal gelangt, und das somit ausserhalb des Primordialcraniums liegt, zu einem Abschnitt der definitiven Schädelhöhle gestaltet, der dann erst durch das Foramen orbitale magnum sich gegen die Augenhöhle hin öffnet. Die Uebereinstimmung zwischen dem Verhalten des Opticus und Oculomotorius von *Echidna* einerseits und dem des Abducens der Schlangen andererseits ist darum so in die Augen springend, weil in beiden Fällen die primäre Nervenaustrittsöffnung, noch vollständig von der verknöcherten primordialen Schädelwand umgeben, erkennbar ist. Aber schliesslich ist das Verhalten der Augenmuskelnerven und des Trigeminus bei den placentalen Säugern auch nicht anders: das Gebiet der mittleren Schädelgrube, in dem diese Nerven liegen, gehört gar nicht dem ursprünglichen primordialen Cavum cranii an, sondern ist ihm erst secundär zugefügt worden; die Austrittsöffnungen (Fissura orbitalis superior, Foramen rotundum, Foramen ovale) sind Oeffnungen zweiter Ordnung, und nur der Umstand, dass die primordiale Schädelseitenwand, in der die primären Austrittsöffnungen der genannten

Nerven gesucht werden müssten, zu Grunde gegangen ist, lässt das Verhalten etwas anders erscheinen als das des Opticus und Oculomotorius bei *Echidna*.

Uebrigens kann man sich das Verhalten der beiden Nerven bei *Echidna* in sehr einfacher Weise verständlicher machen. Man braucht sich dazu nur vorzustellen, dass z. B. beim Menschenschädel die mittlere Schädelgrube sich weiter nach vorn unter der Ala orbitalis hinweg ausdehnte, und damit die Ala temporalis weiter in die Augenhöhle hinein vorgeschoben würde. Die Folge würde sein, dass der Opticus nach seinem Durchtritt durch das Foramen opticum noch einmal in die mittlere Schädelgrube gelangte und erst durch die (natürlich auch weiter nach vorn verlagerte) Fissura orbitalis superior in die Orbita eintrete. Ganz entsprechend liegen die Dinge bei *Echidna*; nur besitzt das Foramen pseudo-spheno-orbitale der letzteren eine etwas andere Begrenzung als die Fissura orbitalis superior des Menschen.

Ausser für den Opticus und Oculomotorius ist die Fissura pseudooptica auch für eine Vene bestimmt, die aus dem primordialen Cavum cranii hier austritt und sich in eine longitudinal verlaufende Vene der Orbitotemporalregion ergiesst. Der vordere Theil der letzteren kommt aus der Augenhöhle, der hintere läuft über die Ala temporalis, also im Bereich des Cavum epiptericum, caudalwärts. Dieser Abschnitt wird später als Sinus cavernosus in den Schädelraum eingeschlossen. Daraus folgt, dass der Sinus cavernosus ursprünglich eine orbitotemporale Vene darstellt, und eine solche muss denn auch sein Homologon der niederen Wirbelthiere sein.

Die hintere grössere Seitenwandlücke der Orbitotemporalregion nannte ich mit dem alten SPÖNDLI'schen Namen Fenestra sphenoparietalis. Allerdings ist sie ja in ihrer Ausdehnung nicht ganz genau gleich der so bezeichneten Lücke bei den übrigen Säugern, wie sich das von selbst aus dem über die Ungleichwerthigkeit der Fissura pseudooptica und des Foramen opticum Gesagten ergiebt. Aber in der Hauptsache stimmen beide Oeffnungen doch überein, und so ist es wohl das Zweckmässigste, den alten für das Säugercranium eingebürgerten Namen beizubehalten. Verglichen mit den Verhältnissen bei niederen Wirbelthieren, kann die Fenestra sphenoparietalis der Säuger als eine Fenestra prootica aufgefasst werden, die sich nach vorn hin sehr bedeutend ausgedehnt hat. Auch die Fen. sphenoparietalis stellt eine primäre Oeffnung (Oeffnung erster Ordnung) des Primordialcraniums dar, bestimmt für die Nn. IV, V, VI und die Abflussvene des Sinus transversus. Wie bei allen Säugern wird sie auch bei *Echidna*, wenigstens der Hauptsache nach, in den Seitenraum der mittleren Schädelgrube eingeschlossen, nur ein kleiner Theil von ihr wird interessanter Weise von der übrigen Oeffnung abgetrennt und stellt dann den Canalis prooticus dar, der den Sinus transversus in die V. capitis lateralis überführt. Dieses Verhalten erfordert weitere vergleichende Untersuchungen.

VAN BEMMELEN spricht von einer sphenotemporalen Lücke; wie aus seiner Beschreibung hervorgeht, versteht er darunter aber nicht das Fenster in der primordialen Schädelseitenwand, sondern eine weiter lateral gelegene, zum Theil von Deckknochen umrandete Lücke, die nicht das primordiale Cavum cranii, sondern das Cavum epiptericum nach aussen öffnet. Beides ist aber wohl zu unterscheiden, und so möchte ich den BEMMELEN'schen Namen vermeiden.

5) Cavum epiptericum und seine Oeffnungen. Ala temporalis und Lamina spheno-obturatoria. Vor 8 Jahren habe ich zum ersten Male darauf aufmerksam gemacht, dass bei den Säugern das Cavum cranii in der Orbitotemporalregion eine Vergrösserung erfahren hat auf Kosten eines Raumgebietes, das bei niederen Wirbelthieren neben der Seitenwand des Schädelraumes liegt. Ausführlicher wurde das in einer späteren Arbeit (1902) auseinandergesetzt; kürzlich (1905a) führte ich für das fragliche Raumgebiet den Namen Cavum epiptericum ein, da dasselbe oberhalb der Ala temporalis gelagert ist. Von dieser zeigte ich, dass sie nicht auf einen Theil der ursprünglichen Schädelseitenwand, wie sie sich bei niederen Formen findet, zurückgeführt werden könne, sondern in ihrem basalen Abschnitt offenbar dem Processus basipterygoideus der Reptilien entspricht, von dem aber auch festgestellt wurde (1902, p. 218), dass er nicht bei den Reptilien zum ersten Male auftritt, sondern schon bei Fischen (z. B. *Lepidosteus*) vorhanden ist. Ich möchte hier hinzufügen, dass nach der Auffassung, zu der mein Schüler, Herr O. VEIT (1907) gelangt ist, der knorpelige Orbitalboden der Selachier den Mutterboden für

den Processus basipterygoideus abgegeben hat, letzterer also als ein Rest einer früher ausgedehnteren Partie des Knorpelcraniums aufzufassen ist. Bei *Echidna* ist im Gegensatz zu den viviparen Säugern nur der basal gelagerte Wurzelabschnitt der Ala temporalis vorhanden, der somit noch ganz an den Processus basipterygoideus der Reptilien (Rhynchocephalen, Saurier) erinnert. Dass hierin ein primitives Merkmal des *Echidna*-Schädels vorliegt, scheint mir zweifellos.

Die Ala temporalis des Chondrocraniums von *Echidna* habe ich zuerst (1902) als einen kurzen Fortsatz beschrieben, der zur Seite der Sella turcica (lateral von dem Foramen caroticum), vor der Ohrkapsel, von der Schädelbasis nach aussen vorspringt. Diese Darstellung bedarf einer kleinen Berichtigung resp. Ergänzung. Nicht nur der frei vorspringende Fortsatz, sondern die ganze Platte, die sich vorn an die Cochlearkapsel anschliesst und die von dem Boden der Sella turcica an der Ursprungsstelle der Taenia clino-orbitalis, in zunächst ventraler Richtung abgeht, ist als Ala temporalis zu bezeichnen. Der frei vorspringende Fortsatz ist bloss ihr lateraler Theil. Denn wenn man den Begriff „Ala temporalis" bestimmt fassen und die mediale Grenze der Ala angeben will, so kann das wohl nur in der Weise geschehen, dass man ihr Gebiet von da an rechnet, wo die ursprüngliche Seitenwand des primordialen Cavum cranii an den Boden des letzteren anstösst. Bei *Echidna* ist diese ursprüngliche Seitenwand repräsentirt durch die Taenia clino-orbitalis, deren Abgangsstelle von der Schädelbasis somit die Grenze zwischen dem Boden des ursprünglichen Cavum cranii (dem Balkenboden) und der Ala temporalis (dem Boden des Cavum epiptericum) angiebt. Diese Auffassung habe ich denn auch schon im speciellen Theil zum Ausdruck gebracht.

Wie bei den übrigen Säugern, so ist auch schon bei *Echidna* das definitive Cavum cranii des fertigen Schädels in seiner Ausdehnung nicht identisch mit dem primordialen Cavum cranii, sondern hat sich diesem gegenüber um die beiderseitigen Cava epipterica vergrössert. Junge Stadien lassen die drei Räume noch gut von einander unterscheiden. Aber doch bestehen gerade in dieser Gegend zwischen *Echidna* und den viviparen Säugern sehr auffallende Unterschiede, die wie so manches andere den frühzeitig eingeschlagenen und selbständig verfolgten Entwickelungsgang beleuchten, den die Echidniden genommen. Das Raumgebiet, das dem Schädelraum zur Vergrösserung zugeschlagen wird, ist in rostraler Richtung ausgedehnter als bei den viviparen Säugern, und sein Abschluss gegen die Umgebung erfolgt in anderer Weise. Dass der Seitentheil der mittleren Schädelgrube sich bei *Echidna* weiter nach vorn hin ausdehnt als bei den viviparen Säugern, leuchtet am raschesten ein aus dem Verhalten der Fissura pseudooptica, die nicht direct in die Orbita, sondern noch einmal in die mittlere Schädelgrube mündet (s. p. 648, 703). In gleichem Sinne spricht die Thatsache, dass bei *Echidna* das Ganglion sphenopalatinum noch im Bereich der vorderen kanalartigen Verlängerung der mittleren Schädelgrube liegt, und dass dem zufolge auch das Foramen parabasale in diesen Raum mündet, d. h. der N. Vidianus (parabasalis) in ihn eintritt. Man kann geradezu sagen, dass bei *Echidna* noch ein Theil des Gebietes der Fossa pterygopalatina zu der mittleren Schädelgrube hinzugezogen ist. Dem entspricht die sehr weit vorgeschobene Lage des Foramen pseudosphenoorbitale. Den Grund für diese starke Ausdehnung der mittleren Schädelgrube möchte ich in der starken Entfaltung der Nasenhöhle in caudaler Richtung sehen, die dem Gehirn den Raum beengte und es zwang, sich nach den Seiten stärker auszubreiten.

Was dann den Abschluss des Cavum epiptericum gegen die Umgebung und damit den Abschluss des definitiven Cavum cranii im seitlichen Gebiet der mittleren Schädelgrube anlangt, so erfolgt derselbe bei *Echidna* sowohl ventral wie lateral anders als bei den viviparen Säugern. Bei letzteren sind wir an die Vorstellung gewöhnt, dass der Boden dieses Gebietes von dem basalen Abschnitt der Ala temporalis gebildet wird, eine Vorstellung, die allerdings vielleicht auch für die placentalen Säuger einer Correctur bedarf, wie ich früher schon einmal andeutete (1905a, p. 299, Anm.). Bei *Echidna* bilden dagegen das Palatinum und das Pterygoid hauptsächlich den Boden des fraglichen Gebietes, und die Ala temporalis tritt zurück. Allerdings kann, wie an früherer Stelle schon auseinandergesetzt wurde, das Verhalten des

erwachsenen Schädels in diesem Gebiete noch nicht als ganz erschöpfend bekannt gelten, da man nach den Befunden an den Beuteljungen eine grössere Betheiligung der Ala temporalis an der Bildung des Schädelbodens erwarten sollte, als nach der Darstellung VAN BEMMELEN's statthat. Selbst wenn sich aber herausstellte, dass von der Ala im erwachsenen Schädel noch etwas mehr erhalten bleibt, als VAN BEMMELEN gefunden, so würde doch die Thatsache bestehen bleiben, dass zwei Deckknochen, das Palatinum und das Pterygoid, hauptsächlich den Boden des Seitentheils der mittleren Schädelgrube von *Echidna* bilden. Das Palatinum übernimmt dabei auch die ventrale Begrenzung des Raumes, der als vordere kanalartige Verlängerung sich an die mittlere Schädelgrube anschliesst. Die Herbeiziehung des Pterygoids zur Begrenzung des Cavum epiptericum ist noch von ganz besonderem Interesse dadurch, dass sie zeigt, dass die Ausbildung des *Echidna*-Schädels an frühe Vorfahrenverhältnisse anknüpft (s. Pterygoid). In Zusammenhang mit der Verwendung des Pterygoids steht der Einschluss des vorderen Theiles des Ganglion oticum in den Schädelraum.

Nicht minder merkwürdig vollzieht sich der laterale Abschluss dieses Gebietes. Der aufsteigende Theil der Ala temporalis, wie er von anderen Säugern bekannt ist, fehlt bei *Echidna* ganz, und statt seiner bildet sich eine Bindegewebsmembran, Membrana spheno-obturatoria, die erst sehr spät verknöchert. Zwei Gebilde des erwachsenen Schädels gehen offenbar aus ihrer Ossification hervor: das sogenannte „Temporalflügelchen des Palatinums" (VAN BEMMELEN) und die knöcherne Lamina spheno-obturatoria, die eine ähnliche Lage einnimmt, wie der aufsteigende Theil des Alisphenoids bei den anderen Säugern, und somit auch von VAN BEMMELEN als Alisphenoid bezeichnet wird. Es erhebt sich dann die sehr interessante und wichtige Frage, in welchem Verhältniss die genannten beiden Ossificationen und die bindegewebige Membrana spheno-obturatoria, an deren Stelle sie treten, zu dem aufsteigenden Abschnitt der Ala temporalis stehen, der bei anderen Säugern die mittlere Schädelgrube in der gleichen Gegend zum seitlichen Abschluss bringt. Dass eine völlige Uebereinstimmung der in Frage kommenden Gebilde nicht besteht, ergiebt sich schon aus ihrer verschiedenen Ausdehnung: die Membrana spheno-obturatoria und die aus ihr hervorgehenden Knochenterritorien reichen wesentlich weiter nach vorn als das Alisphenoid der viviparen Säuger. Aber abgesehen davon stehen einem Vergleich noch zwei Momente entgegen: 1) die knöcherne Lamina spheno-obturatoria von *Echidna* wird durch das sogenannte „Temporalflügelchen des Palatinums" mit dem letzteren verbunden, steht aber mit der Ala temporalis des Sphenoidale in keinem Zusammenhang; 2) die beiden Ossificationen von *Echidna* werden lediglich durch eine Bindegewebsmembran, aber nicht knorpelig, präformirt. Die erste dieser beiden Schwierigkeiten erledigt sich durch die Befunde bei jüngeren Beuteljungen. Denn hier setzt sich der untere Rand der Membrana spheno-obturatoria thatsächlich an die knorpelige Ala temporalis an, zeigt also den Zusammenhang, den die Platte nach ihrer Verknöcherung vermissen lässt. Dass dieser Zusammenhang später verschwindet und dafür eine Verbindung der Knochenplatte mit dem Palatinum hergestellt wird, erscheint so als etwas Secundäres, und ist wohl darin begründet, dass der laterale Theil der Ala temporalis verschwindet. Da nach VAN BEMMELEN bei *Ornithorhynchus* die „Alisphenoidplatte" die Verbindung mit dem Keilbein beibehält, so würde auch in dieser Hinsicht *Ornithorhynchus* den ursprünglicheren, *Echidna* den abgeänderten Zustand repräsentiren. Durch diese Feststellungen wird es nun offenbar ziemlich sicher, dass in der That eine morphologische Beziehung zwischen der Membrana spheno-obturatoria von *Echidna* und dem aufsteigenden Theil der Ala temporalis der placentalen Säuger besteht, und es bliebe nur der zweite der oben genannten Differenzpunkte zu erörtern, dass der aufsteigende Theil der Ala temporalis der placentalen Säuger — wie wenigstens angegeben wird — knorpelig präformirt ist.

Zur Erklärung dieses Unterschiedes könnte man an Verschiedenes denken. Zunächst daran, dass die Bindegewebsmembran von *Echidna* früher auch einmal knorpelig gewesen sei, jetzt aber das Knorpelstadium

nicht mehr erreiche und daher sofort durch Knochen ersetzt werde. Dies ist die Ansicht von VAN BEMMELEN, der dem zufolge die „Alisphenoidplatte" von *Echidna* als einen „Knorpelknochen mit rückgebildetem Knorpelsubstrat" erklärt. Diese Anschauung ist mir sehr unwahrscheinlich. Nach dem, was ich über das Cavum epiptericum und die Ala temporalis auseinandergesetzt habe, ist bei niederen Wirbelthieren an der fraglichen Stelle keine Knorpelplatte vorhanden, ja ursprünglich besteht hier überhaupt gar keine Trennung zwischen dem Cavum epiptericum und der Orbita, denn das erstere ist ja nur ein Theil der letzteren. Der Versuch, es von dieser abzutrennen und dem Cavum cranii zuzutheilen, wird allerdings gemacht: bei Sauriern durch den Processus ascendens palatoquadrati, bei Schildkröten und Schlangen durch die absteigenden Fortsätze des Parietale und Frontale. Bei den Säugern erfolgt der Abschluss wieder in anderer Weise, der Regel nach durch den aufsteigenden Theil der Ala temporalis, bei *Echidna* durch die Membrana spheno-obturatoria und ihre Ossificationen. Wollte man also annehmen, dass diese Membran aus einer Knorpelplatte hervorgegangen sei, so würde das zur Voraussetzung haben, dass *Echidna* von einer Säugerform abstammt, die bereits eine hoch entwickelte knorpelig präformirte Ala temporalis besass. Das ist aber im allerhöchsten Maasse unwahrscheinlich, schon mit Rücksicht darauf, dass das Chondrocranium von *Echidna* sonst sehr vollständig zur Verknorpelung kommt. Somit ergiebt sich der Schluss, dass die Membrana spheno-obturatoria ein Vorläufer der Knorpelplatte ist, aus deren Ossification bei den placentalen Säugern der aufsteigende Theil der Ala temporalis hervorgeht. Des Weiteren kämen zwei Möglichkeiten in Betracht. Erstens die, dass die Bindegewebsplatte von *Echidna* in der Reihe der Säuger einer Knorpelplatte Platz gemacht habe, d. h. selbständig embryonal verknorpelt, ehe sie durch Knochen ersetzt wird. Für diese Annahme liesse sich anführen, dass bei vielen Säugern eine selbständige Verknorpelung des aufsteigenden Abschnittes der Ala temporalis (unabhängig von dem basal gelagerten Theil derselben) thatsächlich beobachtet worden ist. Wir würden damit vor einer sehr interessanten Thatsache stehen: einer secundären Vermehrung des Bestandes des Primordialcraniums noch bei so hoch stehenden Formen wie den Säugern. Andererseits könnte aber auch der Knorpel sich von dem (auch bei *Echidna* vorhandenen) Basaltheil der Ala temporalis aus in die ursprüngliche Bindegewebsplatte fortgesetzt haben und dann erst secundär bei manchen Säugern selbständig geworden sein.

Eine Entscheidung hierüber zu geben, ist zur Zeit unmöglich. Sie wird vor allem erfordern, dass erst einmal die Entwickelung der Ala temporalis bei einer grösseren Anzahl von Säugern genau festgestellt wird. Nach meinen bisherigen Erfahrungen kommen in dieser Hinsicht mancherlei Verschiedenheiten vor, namentlich auch in Bezug auf die Ausdehnung, in der die Ala knorpelig präformirt ist. Auffallend ist auch die sehr frühzeitige Verknöcherung des aufsteigenden Theiles der Ala temporalis, die ich bei verschiedenen Säugern constatirte. Aus einer genauen Würdigung dieser Besonderheiten wird sich dann erst feststellen lassen, wie das Verhältniss des aufsteigenden Abschnittes der Ala temporalis zu der Membrana spheno-obturatoria von *Echidna* aufzufassen ist.

Ob wirklich bei *Echidna* der dicht vor der Ohrkapsel gelegene Bezirk der Membrana spheno-obturatoria unverknöchert bleibt, und hier das Squamosum die Lücke der Schädelseitenwand ausfüllt, ist vielleicht noch nicht ganz sicher (s. p. 656). Wäre es der Fall, so würde *Echidna* hier einen sehr beachtenswerthen Unterschied gegenüber *Ornithorhynchus* zeigen, und zugleich eine Annäherung an das Verhalten bei den übrigen Säugern, wo ja zwischen Ala temporalis und Petrosum stets das Squamosum die Begrenzung des Cavum epiptericum und damit der Schädelhöhle übernimmt.

Eine weitere Frage von Wichtigkeit ist dann die, wo die Membrana spheno-obturatoria von *Echidna* herkommt, wie es also zu der Bildung dieser das Cavum epiptericum von der Orbita abtrennenden Membran erstmalig gekommen ist. Auch hierauf lässt sich einstweilen keine bestimmte Antwort geben.

Da jedoch schon bei einigen Gruppen der Reptilien die Tendenz besteht, das Cavum epiptericum von der Orbita abzutrennen, so ist wohl anzunehmen, dass auch hierin ein Anschluss der Säuger an niedere Formen bei genauerer Untersuchung zu ermitteln sein wird. Der Umstand, dass von der Lamina spheno-obturatoria bei *Echidna* mehrere Kiefermuskeln entspringen, dürfte dabei von Wichtigkeit sein.

Die Auslassöffnungen des Gebietes der mittleren Schädelgrube, das dem Cavum epiptericum entspricht, sind das Foramen pseudo-spheno-orbitale, das Foramen pseudo-ovale und die Fissura petropterygoidea. Durch die Namen der beiden erstgenannten Oeffnungen wollte ich die Aehnlichkeiten, aber auch die Unterschiede der Oeffnungen gegenüber dem Foramen spheno-orbitale (der Fissura orbitalis superior) und dem Foramen ovale der viviparen Säuger zum Ausdruck bringen. Wie die letzteren Oeffnungen sind auch die von *Echidna* secundäre Austrittsöffnungen des Schädels (Austrittsöffnungen II. Ordnung), die Reste der ursprünglich weiten Verbindung des Cavum epiptericum mit der Orbitotemporalgrube. Die Unterschiede gegenüber den Oeffnungen bei den viviparen Säugern liegen vor allem in einer gänzlich verschiedenen Umrandung seitens der Skelettheile, was eben mit der ganz verschiedenen Art der Begrenzung des Cavum epiptericum bei *Echidna* zusammenhängt.

Von dem Foramen pseudo-spheno-orbitale meint Van Bemmelen — und ähnlich auch Ch. Westling —, dass in ihm das Foramen opticum, For. rotundum und For. spheno-orbitale verschmolzen seien. Das ist, dem Gesagten zufolge, nicht richtig. Das For. opticum von *Echidna* haben wir viel weiter medial, in der Fissura pseudooptica zu suchen, und ein For. rotundum hat bei *Echidna* nie bestanden, da es eine Oeffnung darstellt, die erst secundär in der Säugerreihe von der Fissura orbitalis superior oder dem For. spheno-orbitale abgetrennt wird (Gaupp 1902). Das Irrthümliche der Van Bemmelen'schen Auffassung betone ich hier noch besonders gegenüber J. T. Wilson, der kürzlich (1906) meinte, „that Van Bemmelen's designation of the foramina in question is not incorrect". Das Foramen pseudo-spheno-orbitale von *Echidna* ist gar nicht so sehr verschieden von dem Foramen spheno-orbitale der übrigen Säuger; sein Hauptunterschied gegenüber diesem ist der, dass es weiter vorn liegt und daher auch den N. opticus aus dem Schädel hinausleitet. Das ist aber eine Folge der ausführlich besprochenen grösseren Ausdehnung des Cavum epiptericum (des Seitentheils der mittleren Schädelgrube) nach vorn hin, in Zusammenhang mit der Entfaltung des Temporalhirns in dieser Richtung. Sie hat zur Folge, dass die Nerven beider primärer Oeffnungen der Orbitotemporalregion, die der Fenestra sphenoparietalis (Abducens, Trigeminus, Trochlearis) wie die der Fissura pseudooptica (Oculomotorius, Opticus) zunächst in den Seitentheil der mittleren Schädelgrube und dann erst durch die secundären Oeffnungen definitiv aus dieser herausgeleitet werden.

Eine interessante Bildung, die auch wieder zeigt, wie einseitig die Entwickelung ist, die der *Echidna*-Schädel eingeschlagen hat, ist die Fissura petropterygoidea, der letzte Rest der früher weiten Vereinigung des Cavum epiptericum mit dem Gebiet der Paukenhöhle, bestimmt für den hinteren Theil des Ganglion oticum und seine Verbindung mit dem N. petrosus superficialis minor sowie für den N. tensor tympani (Schulman). Sie stellt eine Besonderheit von *Echidna* dar, nur verständlich im Zusammenhang mit der besonderen Art, wie hier das Cavum epiptericum als Raum der Schädelhöhle von der Umgebung abgetrennt wird.

5. Ethmoidalregion.

Gang der Entwickelung.

Die Entwickelung der Nasenhöhle selbst ist durch O. Seydel (1899) in diesen Berichten in vortrefflicher Weise dargestellt worden, und da das auf Grund derselben Serien geschehen ist, die auch mir für das Skelet zur Verfügung standen, so kann ich im Nachfolgenden die Seydel'sche Darstellung durchaus zu Grunde legen.

Auf dem Stadium der offenen taschenförmigen Riechgrube (Stadium 40 und 41) findet sich in der Umgebung der letzteren nur ein gleichartiges, mässig dichtkerniges Gewebe, das die beiden Nasenfortsätze und den Oberkieferfortsatz erfüllt. Gewebe von dem gleichen Charakter trennt auch die Riechgruben von

einander und von dem Gehirn, zu dem sie sich noch in ausgesprochen lateraler Lage befinden. Eine Veränderung gegenüber diesem Verhalten zeigt sich schon gleich nach der Bildung des primären Cavum nasale, d. h. nachdem durch streckenweise erfolgte Verwachsung des inneren und des äusseren Nasenfortsatzes der primäre Boden des Cavum nasale entstanden ist (Stadium 42 und 43). Das Gewebe, das die oben genannten Fortsatzbildungen erfüllt, hat sich stärker verdichtet und umgiebt die Nasenhöhle vorn, dorsal, lateral, ventral, auch setzt es sich in den Theil des inneren Nasenfortsatzes fort, der die Apertura nasalis interna medial begrenzt; dagegen zeigt das Gewebe, das zwischen beiden Nasenhöhlen liegt, nur in dem vordersten (den Aperturae externae entsprechenden) Gebiet den gleichen dichten Charakter, hat aber der Hauptsache nach die mehr lockere Structur beibehalten. Nur eine auf dem Querschnitt rundliche mediane Verdichtung ist auch in diesem internasalen Gewebe schon erkennbar. Da die Nasenhöhlen jetzt nicht mehr rein lateral vom Gehirn liegen, sondern sich von der Seite her unter dasselbe vorschieben, so liegt jene internasale Gewebsmasse auch ventral vom Boden des Gehirns und setzt sich caudalwärts auch in das subcerebrale Gewebe der Orbitotemporalregion fort. Schon auf diesem Stadium macht sich die Anlage der Lamina cribrosa bemerkbar als eine stärker verdichtete Gewebslage, die die vordersten Kuppeln der Hemisphären (von denen die Lobi olfactorii noch nicht abgesetzt sind) von dem internasalen Gewebe trennt und von den Riechnerven durchsetzt wird. Vom Stadium 42 und 43 zum Stadium 44 ist wieder, wie auch in der Entwickelung der Orbitotemporalregion, ein sehr grosser Sprung. Das Stadium 43a stellt sich zwar hinsichtlich der weiteren Formausgestaltung der Nasenhöhlen vermittelnd dazwischen, ist aber für das Studium der Skeletentwickelung wegen des schlechten Erhaltungszustandes nicht zu gebrauchen. Das Stadium 44 nun zeigt die Nasenhöhle schon sehr weit entwickelt (s. SEYDEL), von sehr beträchtlicher Längenausdehnung, die Apertura nasalis externa lateralwärts, die sehr lange Apertura nasalis interna ventralwärts gerichtet, die beiderseitigen Höhlen einander stärker genähert, so dass die internasale Gewebsmasse (die Nasenscheidewand) schmäler geworden ist. Zwischen den beiderseitigen Aperturae nasales internae blickt ein langer Abschnitt der Scheidewand mit freiem Rande gegen die Mundhöhle. Auch hat sich jetzt das definitive Lageverhältniss der Nasenhöhlen zum Gehirn so ziemlich hergestellt: ein kleinerer, aber doch recht beträchtlicher Abschnitt der Höhlen liegt subcerebral, der längere Abschnitt präcerebral. Das die Nasenhöhlen umgebende Gewebe hat sich nun fast überall deutlich als perirhinisches Gewebe gegen die Umgebung abgesetzt und zudem in zwei Schichten geschieden, eine innere lockere und eine äussere verdichtete. Letztere ist die Anlage des primordialen Ethmoidalskeletes (Taf. XLVIII, Figg. 1—3). Die Differenzirung des perirhinischen Gewebes von der Umgebung ist noch am weitesten zurück in der Umgebung des vordersten Abschnittes der Nasenhöhle: sie schreitet also von hinten nach vorn vor. Auch mehrere selbständige Knorpelpartien sind in der Skeletschicht des perirhinischen Gewebes auf diesem Stadium bereits aufgetreten, und ihre Zahl zeigt sich schon auf den nur wenig älteren Stadien 45a und 45 durch einige neue vermehrt. In der Anlage des Skeletseptums (die innerhalb der die „häutige Nasenscheidewand“ bildenden Gewebsmasse liegt) zeigt sich auf Stadium 44 der Beginn der Verknorpelung in einem ausgedehnten unpaaren Herde; an seiner Stelle sind schon auf Stadium 45 und 45a zwei septale Herde, die als vordere und hintere Septalplatte unterschieden wurden, erkennbar. Wegen der starken Entfaltung der Nasenhöhle in caudaler Richtung liegt die hintere Septalplatte dicht vor dem Balkenboden, ist aber von diesem zunächst durch nicht verknorpeltes Gewebe getrennt. Von paarigen Centren sind auf Stadium 44 vorhanden jederseits: eine Lateralplatte, die den Anfang des Daches und der Seitenwand bildet, eine Caudalplatte am untersten Theil des caudalen Umfanges; auf Stadium 45 kommen hinzu jederseits zwei basale Knorpelherde im primären Nasenboden und endlich die Cartilago paraseptalis. Die Ausdehnung dieser Knorpelpartieen ist auch auf Stadium 45 noch nicht sehr gross, und ausgedehnte Strecken der perirhinischen

skeletbildenden Gewebsschicht sind noch unverknorpelt. So besonders die Hinterwand in ihrem oberhalb des Balkenbodens gelegenen Abschnitt, der als Lamina infracribrosa sich unter die vorderen Gehirntheile vorwölbt; ferner wird die Lamina cribrosa, über der die Lobi olfactorii liegen, noch durch eine dicke Bindegewebsschicht oberhalb der hintersten Abschnitte der Nasenhöhlen vorgestellt, und endlich fehlt noch Knorpelbildung im Bereich des vordersten Abschnittes. Das Septum hört mit freiem Vorderrande auf, und die Apertura nasalis externa ist ohne knorpelige Umrandung.

Die Stadien 44, 45 und 45a zeigen somit die Nasenkapsel auf dem Zustand der Heterocontinuität und ohne knorpelige Vereinigung mit anderen Theilen. Aus diesem hat sich dann auf Stadium 46 durch Vergrösserung und Verschmelzung der früher getrennten Stücke ein Zustand der Homocontinuität herausgebildet; es besteht nun eine bis auf wenige Stücke (zwei Muschelanlagen, Proc. palatinus) homocontinuirliche Knorpelkapsel, deren caudaler Umfang in seiner unteren Partie mit dem Balkenboden zusammengeflossen ist, während sich mit den dorsalen Partien ihrer hinteren Hälfte die Radix anterior der Ala orbitalis und die Commissura spheno-ethmoidalis vereinigt haben und die Kapsel mit der Ala orbitalis verbinden. Dach, Seitenwände, Boden, vorderer Kuppelknorpel, Hinterwand und Septum sind die unterscheidbaren Knorpelwände der Kapsel, die sich, abgesehen von dem Boden, durch grosse Vollständigkeit auszeichnen und nur drei grosse Oeffnungen (Fenestra cribrosa, Fen. narina, Fen. basalis) offen lassen. Die weitere Vervollständigung der Kapsel von dem Stadium 46 aus besteht dann hauptsächlich noch in der Ausbildung der Muscheln, des Processus palatinus und der Lamina cribrosa.

Da zwischen Stadium 45 und Stadium 46 eine sehr grosse Lücke besteht, in No. 45 ausgedehnte Partien des perirhinischen Gewebes noch häutig sind, während in No. 46 eine sehr vollständige zusammenhängende Knorpelkapsel vorhanden ist, so vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen, dass ausser den oben erwähnten selbständigen Knorpelcentren nicht auch noch andere auftreten. Speciell wäre das in der Lamina infracribrosa und im Bereich der vorderen Kuppel denkbar, die auf Stadium 45 noch gar nicht existirte.

Im Speciellen gestaltet sich die Ausbildung der einzelnen Theile der Nasenkapsel folgendermaassen. (Bezüglich der Formverhältnisse vergl. die Abbildungen des Modelles Taf. LXIX und LXX.)

Im ganzen präcerebralen Nasenhöhlengebiet bildet sich ein zusammenhängendes Knorpeldach (Tectum nasi), das wohl einer Vergrösserung der Lateralplatten seine Entstehung verdankt. In der Mittellinie verschmelzen seine beiden Hälften sowohl unter einander als auch mit dem Septum; lateral setzen sie sich umbiegend in die Seitenwände fort, vorn gehen sie in den Kuppelknorpel über. Der vorderste Theil des Daches, dessen Ausbildung in den Serien nicht zu verfolgen war, bildet ferner mit seinem lateralen Rande (jederseits) die obere Begrenzung der grossen Fenestra narina und sendet in das Gebiet der letzteren hinein einen absteigenden Fortsatz, Processus alaris superior, der den vorderen, für die Apertura nasalis externa bestimmten Abschnitt der Fenestra von hinten begrenzt. Medial von diesem Fortsatz entsteht am Dach eine Platte, das Atrioturbinale, das ventralwärts in den hier im Atrium befindlichen, schon von Seydel beschriebenen Wulst vorspringt. (Ueber die functionelle Bedeutung des von der Platte gestützten Wulstes s. p. 632.)

In dem subcerebralen Gebiet der Nasenhöhle kommt es vorerst nicht zur Bildung einer knorpeligen Decke; hier besteht vielmehr lange Zeit eine grosse Lücke, die Fenestra cribrosa, die von Bindegewebe verschlossen und von den Riechnerven durchsetzt wird. Ihre Begrenzung erfährt sie vorn durch das Dach des präcerebralen Kapselabschnittes, seitlich jederseits durch den oberen, medialwärts umgebogenen Rand der Kapselseitenwand dieses Gebietes (Limbus paracribrosus), hinten durch den Dorsalrand der Lamina infracribrosa (Textfig. 31a, p. 600). Das Septum nasi trennt mit frei anstehendem Dorsalrand die beiderseitigen Fenestrae cribrosae. Sehr spät erst erfolgt im Bereich der letzteren die

Knorpelbildung (Stadium 49). Das Bindegewebe zwischen den Olfactoriuszweigen verknorpelt in Form von Balken, die in ihrer Gesammtheit die knorpelige Lamina cribrosa herstellen. Hinten und seitlich schliessen sich diese Balken an die Ränder der Fenestra cribrosa an, vorn dagegen verbinden sie sich mit der Unterfläche des Nasenkapseldaches (des präcerebralen Abschnittes) in einiger Entfernung von dem Hinterrand desselben, und mit der Medialfläche des I. Ethmoturbinale. Dementsprechend verhalten sie sich auch zu dem Nasenseptum zwischen den beiden Fenstern: im hinteren Abschnitt gehen sie in den dorsalen freien Rand des Septums über, im vorderen Abschnitt dagegen stossen sie an die Seitenfläche des Septums in einiger Entfernung unterhalb des freien Randes an, so dass der oberste Randbezirk des Septums als Crista galli dem Schädelraum zugeschlagen wird. Dadurch, dass sich später die Balkenbildung auch neben dieser Crista galli in die Höhe zieht, wird die Crista am erwachsenen Schädel undeutlicher.

Durch die Ausbildung der Lamina cribrosa wird der Innenraum der Nasenkapsel gegen den Raum des Cavum cranii abgeschlossen, und zwar in einer bemerkenswerthen Weise. Es wird nämlich dadurch das Raumgebiet, das dorsal von der Lamina cribrosa liegt, das seitlich durch die Commissurae spheno-ethmoidales und vorn durch den obersten Teil der Unterfläche des präcerebralen Nasenkapseldaches begrenzt wird, und in dem die Lobi olfactorii liegen, dem Schädelraum zugetheilt. Weiter unten wird auseinanderzusetzen sein, dass dieses Raumgebiet, der Recessus supracribrosus, wie ich ihn nenne, vergleichend-anatomisch betrachtet, als Theil der Nasenkapsel aufzufassen ist. Durch seine Zutheilung zum Schädelraum erklärt sich der spätere merkwürdige Verlauf des N. ethmoidalis, der durch die Fissura orbitonasalis (unter der Commissura spheno-ethmoidalis) in den Recessus supracribrosus tritt. Auch dieses wird besser erst weiter unten zusammenhängend besprochen werden.

Die Seitenwand (Paries nasi) geht im präcerebralen Gebiet offenbar auch aus der Lateralplatte hervor; im subcerebralen Gebiet dürfte, nach den jüngeren Stadien zu schliessen, an ihrer Herstellung auch die Caudalplatte betheiligt sein. Dies sowie die Ausbildung ihres vordersten Abschnittes war nicht zu verfolgen. Die Seitenwand entwickelt an ihrem unteren Rande im hinteren Gebiet zwei Fortsätze, Processus maxillaris anterior und Processus maxillaris posterior, die sich auf das Maxillare und das Palatinum stützen. Vorn bleibt in ihr eine grosse Lücke ausgespart, die ihren vorderen Abschluss erst durch den als vordere Begrenzung der Nasenkapsel entstehenden Kuppelknorpel erhält — die Fenestra narina. Sie dient nur in ihrem vorderen Abschnitt zum Durchtritt der Apertura nasalis externa, ein hinteres und ventrales sichelförmiges Gebiet gestattet dem Ductus nasolacrimalis den Austritt aus der Nasenkapsel und wird im Uebrigen durch einen sich davor lagernden Deckknochen (das Septomaxillare) verschlossen. Das für die Apertura nasalis externa bestimmte Gebiet der Fenestra narina erhält noch eine besondere unvollkommene Abgrenzung gegen den übrigen Theil durch zwei Processus alares: den schon genannten Proc. alaris superior, der von dem oberen, und den Proc. alaris inferior, der von dem vorderen Rande der Fenestra narina (dem Kuppelknorpel) aus vorspringt. Auf dem Proc. alaris superior bildet sich später (Stadium 51 a) ein eigenthümlicher platter Fortsatz, dessen functionelle Bedeutung unklar ist, und ferner wird, auch auf spätem Stadium (51 a), von dem hinteren sichelförmigen Theil der Fenestra narina durch eine Knorpelbrücke das Foramen pro ductu nasolacrimali abgetrennt. In dem hinteren Abschnitt der Seitenwand, am Uebergang in das Dach, bleibt ein kleines Foramen epiphaniale bestehen; dasselbe liegt jedoch sehr weit dorsal, oberhalb der Ebene der Lamina cribrosa, so dass es durch die Ausbildung der letzteren dem Recessus supracribrosus und damit dem Cavum cranii zugewiesen wird. Es dient dem R. lateralis nasi des N. ethmoidalis zum Austritt aus dem genannten Recessus.

Die wichtigsten Bildungen der Seitenwand sind aber die Muscheln. In dem Stadium 46, in dem zum ersten Male eine homocontinuirliche Knorpelkapsel vorhanden ist, finden wir auch bereits die Anlagen

des Maxilloturbinale und eines Ethmoturbinale; auf Stadium 47 ist ein zweites, auf Stadium 49 ein drittes Ethmoturbinale hinzugekommen, während erst das Stadium 51a eine Knorpelleiste aufweist, die als Nasoturbinale anzusprechen ist. Ausserdem ist aber von Stadium 49 an im hintersten blinden Abschnitt der Nasenhöhle ein leistenförmiger Vorsprung bemerkbar, der wohl auch in die Kategorie der Muscheln gehört, bisher aber nicht genauer diagnosticirt werden konnte. — Das Maxilloturbinale sowie die beiden ersten Ethmoturbinalia verknorpeln, wie schon SEYDEL hervorgehoben hat, selbständig, liegen somit der lateralen Wand der Nasenkapsel zunächst nur an und verschmelzen erst nachträglich mit ihr. Das Maxilloturbinale entsteht in dem gleichnamigen Wulst (s. SEYDEL), in kurzer Entfernung oberhalb des unteren Randes der knorpeligen Seitenwand als ein länglicher Knorpelstreifen; auf Stadium 47 beginnt seine Verschmelzung mit der Seitenwand. Auch auf Stadium 48a bildet er noch eine sehr niedrige kurze Leiste, die der Seitenwand ansitzt; weiterhin verbreitert sich diese Leiste und dehnt sich ausserdem, namentlich nach hinten hin, in die Länge aus. Der Abstand ihrer Befestigungslinie an der Seitenwand von dem unteren Rande der letzteren ist, wie im speciellen Theile gezeigt wurde, wegen des Verlaufes dieses Randes nicht überall gleich gross; in dem Gebiet dicht vor dem Processus maxillaris anterior biegt die Seitenwand an ihrem unteren Rande sogar direct in das Maxilloturbinale um. Auf die Bedeutung dieser topographischen Beziehung in vergleichender Hinsicht wird später zurückzukommen sein. Den Beginn zu einer Complication der Form zeigt das Maxilloturbinale erst auf Stadium 51a durch je eine Verdickung auf seiner Ober- und seiner Unterseite; wie weiterhin der verästigte Bau sich ausbildet, den das Maxilloturbinale des erwachsenen Thieres nach VAN BEMMELEN zeigt, wurde nicht mehr beobachtet. Ebenso vermag ich über seine Verknöcherung nichts auszusagen.

Das erste Ethmoturbinale liegt auf Stadium 46 als ein länglicher, aus jugendlichem Knorpel bestehender Stab in dem vordersten Abschnitt des von SEYDEL beschriebenen Muschelwulstes; in Stadium 47 stellt es bereits eine stark vorspringende Leiste dar, die homocontinuirlich mit der Seitenwand und dem vorderen Abschnitt des Limbus paracribrosus zusammenhängt. Sie vergrössert sich weiterhin noch und zeigt auf Stadium 51a eine Formcomplication durch eine etwa vertical gestellte Knorpelleiste auf ihrer medialen Fläche. Dieselbe repräsentirt wohl den Anfang der Wulstbildungen, die die ausgebildete Muschel nach VAN BEMMELEN zeigt. Ausserdem dehnen sich die Knorpelbalken der Lamina cribrosa bis auf die Innenfläche des ersten Ethmoturbinale aus. Seine Verknöcherung wurde nicht verfolgt.

Das zweite Ethmoturbinale erscheint erst auf Stadium 47 als rundlicher selbständiger Knorpelstab in dem mittleren Abschnitt des Muschelwulstes und verwächst dann auch mit der Seitenwand und dem medialwärts umgebogenen oberen Randabschnitt derselben, der als Limbus paracribrosus die Fenestra cribrosa und später die Lamina cribrosa seitlich begrenzt. Dabei nimmt es auch die Form einer Platte an, bleibt aber kleiner als das erste Ethmoturbinale. Weitere Complicationen waren an ihm auch auf Stadium 51a noch nicht erkennbar.

In der dritten Abtheilung des von SEYDEL beschriebenen Muschelwulstes war erst auf Stadium 49 eine knorpelige Stütze als Anlage des Ethmoturbinale III bemerkbar; dieselbe zeigte schon jetzt die Form einer mit der Seitenwand und dem Limbus paracribrosus homocontinuirlich zusammenhängenden, niedrigen Platte. Ob auch sie ursprünglich selbständig verknorpelte, vermag ich nicht zu sagen. Weitere Complicationen wurden nicht beobachtet.

Nasoturbinale. Die Knorpelleiste, die ich als Nasoturbinale auffasse, tritt spät auf und ist erst auf Stadium 51a vorhanden. Hier findet sie sich als rundliches, stabförmiges Gebilde oberhalb des mittleren Abschnittes des Maxilloturbinale, zum grössten Theil schon homocontinuirlich mit der lateralen Nasenkapselwand verwachsen. Sie ist erheblich kürzer als das Maxilloturbinale.

Ihre Auffassung als Nasoturbinale gründet sich auf den Vergleich mit der von VAN BEMMELEN gegebenen Schilderung des erwachsenen Schädels (s. p. 654). Im Uebrigen wird durch den mitgetheilten Befund die Vermuthung von SEYDEL, dass das Nasoturbinale nicht aus dem „Muschelwulst" der jüngeren Stadien hervorgehe, vollauf bestätigt.

Wie die übrigen Ethmoturbinalia entstehen, die das erwachsene Thier noch zeigt, vermag ich nicht zu sagen; jedenfalls ergiebt sich aber aus meinen Befunden, dass dieselben sehr späte Bildungen sind. Nur über einen Befund, der offenbar hierher gehört, kann ich noch berichten. Die beiden Stadien 49 und 51a zeigen in dem hintersten kuppelförmigen Abschnitt der Nasenkapsel, d. h. an dem Theil der Hinterwand, der mit dem Balkenboden verwachsen ist, jederseits eine verticale niedrige Leiste, durch die das hintere Ende einer jeden Nasenhöhle in zwei flache Nischen, eine mediale und eine laterale, getheilt wird. Wie sich diese Verhältnisse weiter entwickeln, vermag ich nicht zu sagen; der Gedanke, dass aus der Leiste eine der hintersten Muscheln hervorgeht, ist wohl nicht von der Hand zu weisen.

Ueber das Atrioturbinale siehe p. 710.

Die Nasenkapsel erhält auch rostral und caudal einen vollkommenen Abschluss. Der rostrale entsteht sehr spät und kommt zu Stande durch den Kuppelknorpel (Cartilago cupularis), der ein schmales, im Wesentlichen quer stehendes, dabei aber nach hinten concav gekrümmtes Knorpelblatt darstellt. Wie es entstanden, wurde nicht beobachtet; auf Stadium 45 noch gänzlich fehlend, steht es auf Stadium 46 bereits mit dem Dach, dem Septum und der Lamina transversalis anterior des Bodens in homocontinuirlicher Verbindung. Sein lateraler Rand begrenzt die Fenestra narina von vorn und entsendet in das Gebiet derselben den Processus alaris inferior (Textfig. 32 auf p. 601).

Von besonderem Interesse ist die Bildung der caudalen Wand der Nasenkapsel, an der zwei Abschnitte, ein unterer und ein oberer, zu unterscheiden sind. Der untere liegt vor dem Balkenboden (Boden der Sella turcica) der Orbitotemporalregion, seine Verknorpelung erfolgt von den paarigen selbständigen Caudalplatten aus, und nach der Verknorpelung verschmilzt er mit dem Balkenboden sowie mit dem Septum nasi. Der obere Abschnitt verknorpelt später, in einer noch nicht genau anzugebenden Weise. Vorgebildet ist er durch eine Bindegewebsplatte, die Lamina infracribrosa, die sich unten an den Balkenboden anschliesst und den hintersten Theil der Nasenhöhle (hinter der Zutrittsstelle der Nn. olfactorii) von dem Gehirn trennt. Die Bindegewebsplatte ist von vornherein einheitlich, eine Trennung in zwei Lagen, die etwa der Schädelbasis und der caudalen Nasenkapselwand entsprechen könnten, war nicht nachzuweisen. Auch diese Platte verschmilzt mit dem Hinterrand des Septum nasi; seitlich, da, wo sie in die Seitenwand und das Dach der Kapsel übergeht, verschmilzt mit ihr die Radix anterior der Ala orbitalis. — Die verticale Leiste, durch die vom Stadium 49 ab der hinterste blinde Abschnitt der Nasenhöhle in zwei Nischen getheilt wird, fand schon oben Erwähnung.

Was dann den Boden der Nasenkapsel anlangt, so geht aus der Verknorpelung des perirhinischen Gewebes in der Schlussplatte (Lamina terminalis) ein in sagittaler Richtung schmaler Knorpelboden des hinteren Blindsackes der Nasenhöhle hervor, die Lamina transversalis posterior, deren Verknorpelung wahrscheinlich von der Caudalplatte aus erfolgte. Sie tritt medial mit dem Ventralrand des Septums, lateral mit dem der Seitenwand in Homocontinuität, caudal schliesst sie sich unmittelbar an den Balkenboden der Orbitotemporalregion (die Sella turcica) an, mit dem der caudale Umfang der Nasenkapsel verschmolzen ist. Auch unter dem vordersten Abschnitt der Nasenhöhle kommt es zur Bildung eines knorpeligen Bodens: im Gebiet des „primären Bodens" der Nasenhöhle verknorpelt (von den zwei darin aufgetretenen Knorpelcentren aus) eine Platte, die Lamina transversalis anterior, die in der Mittellinie

mit dem Ventralrand des Septums zusammenfliesst, während in ihre hintere laterale Ecke die hinter der Fenestra narina sich herabsenkende Seitenwand übergeht. Vorn reicht diese Bodenplatte bis an den Kuppelknorpel; sie erstreckt sich also durch das Gebiet der Nasenkapsel, in dem seitlich die Fenestra narina liegt. Für diese Fenestra bildet die Lamina transversalis anterior die ventrale Begrenzung; ja die Platte dehnt sich sogar schon frühzeitig eine ganze Strecke weit über die Ebene der Fenestra hinweg lateralwärts aus und bildet so eine seitwärts vorspringende Randleiste (Crista marginalis). Diese seitliche Partie geht, wie ein Vergleich der Stadien 45 und 46 lehrt, aus einem selbständigen lateralen Knorpelcentrum hervor. Sie macht im Laufe der Entwickelung eine merkwürdige Stellungsänderung durch, insofern sie zuerst unter rechtem Winkel gegen den übrigen Boden abgeknickt ist, dann sich aber immer mehr hebt und in gleiche Flucht mit dem übrigen Boden einstellt (vergl. Taf. LXXIV, Figg. 34 u. 35 mit Textfig. 51 auf p. 631). Zwischen den beiden Bodenabschnitten der Nasenkapsel, der Lamina transversalis anterior und der Lam. transv. posterior, bleibt ein langer Spalt am Boden der Kapsel, die Fenestra basalis, die der ursprünglichen Apertura nasalis interna entspricht. Doch kommen zu den beiden Laminae transversales noch zwei Bodengebilde von geringerer Ausdehnung hinzu, die beide vorn mit der Lamina transversalis anterior zusammenhängen, die Cartilago paraseptalis und der Processus palatinus (Taf. LXIX, Fig. 7).

Die Cartilago paraseptalis ist zuerst auf Stadium 45 als ein heller, medial vom Jacobson'schen Organ gelegener Zellstreifen sichtbar, auf Stadium 46 ist er gut verknorpelt und hängt vorn mit der Lamina transversalis anterior zusammen. In seiner vorderen Partie rollt er sich schon jetzt zu einer lateralwärts offenen Rinne ein, auf Stadium 48 (theilweise sogar schon auf 47) hat sich diese Rinne streckenweise zu einer Röhre geschlossen; die nächsten Stadien zeigen die Röhrenbildung weiter fortgesetzt, und auf Stadium 51a hat sich von der lateralen Wand der Röhre aus noch eine gegen das Lumen derselben vorspringende Leiste („Muschel" des Jacobson'schen Organes) gebildet, die einem Schleimhautwulst des Organes zur Stütze dient (Textfigg. 50, 51 auf p. 631). Die Röhrenbildung erstreckt sich immer nur auf etwa die vorderen zwei Drittel des Paraseptalknorpels; das hintere Drittel bleibt auf dem Zustand eines einfachen Knorpelstreifens, der gegen sein caudales Ende mehr rundlich wird. Er begleitet den Ausführungsgang der Septaldrüse, die in das Jacobson'sche Organ mündet, eine Strecke weit an seiner medialen Seite, während der vordere röhrenförmige Abschnitt des Paraseptalknorpels das Jacobson'sche Organ selbst umschliesst. Die Röhre öffnet sich natürlich vorn wie hinten; an beiden Orten hört eben die Einrollung des Knorpelstreifens auf, und es bleibt gewissermaassen nur die mediale Wand der Röhre übrig. Caudalwärts reicht die Cartilago paraseptalis immer nur sehr wenig weit; sie bleibt auf das Gebiet der vorderen Hälfte des Septums beschränkt. Mit diesem wird sie durch eine dünne Lage Bindegewebe verbunden, in der Weise, dass ganz vorn die beiden Paraseptalknorpel unterhalb des ventralen Septumrandes liegen und sich hier bis fast zur gegenseitigen Berührung einander nähern, während sie weiter hinten mehr auseinanderweichen und den ventralen Septumrand zwischen sich fassen. Vom Stadium 47 an tritt der Processus palatinus in Beziehung zu dem Paraseptalknorpel.

Der Processus palatinus ist zuerst auf Stadium 46 erkennbar als ein kleiner selbständiger, stabförmiger Knorpelherd, der medial von dem unteren Rande der Nasenkapsel-Seitenwand in dem Oberkieferfortsatz, und zwar in der Basis von dem „Gaumenfortsatz" desselben, liegt. (Die Gaumenfortsätze haben sich auf diesem Stadium fast durchweg zur Bildung des secundären Gaumens vereinigt.) In den nächsten Stadien erfolgt Knorpelbildung im Anschluss an den medialen Umfang dieses Herdes, und es entsteht so eine breite Knorpelplatte, die in dem secundären Gaumen sich bis nahe an die Mittellinie ausdehnt und mit ihrem medialen Abschnitt ventral von der Cartilago paraseptalis liegt (Taf. LXIX, Fig. 7; Taf. LXXIV, Fig. 32). Zugleich tritt diese Platte durch einen sehr dünnen Stiel an ihrem vorderen Ende

in Verbindung mit dem Hinterrand der Lamina transversalis anterior am lateralen Umfang der primären Apertura nasalis interna. Von Stadium 49 an erfolgt eine Verschmelzung der beiderseitigen Palatinplatten in der Mittellinie, die zur Bildung einer breiten einheitlichen, in den secundären Gaumen eingelagerten Knorpelplatte führt (Textfig. 50 auf p. 631, Textfig. 55 auf p. 633). Den beiden Paraseptalknorpeln legt sich dieselbe von ventral her ganz innig an. Eine interessante Beziehung besitzt diese Platte zu dem Ductus nasopalatinus. Wie SEYDEL ausführlich dargestellt hat, bleibt bei der Verwachsung der beiderseitigen Gaumenfortsätze zur Bildung des secundären Gaumens in diesem zunächst vorn ein Gaumenloch ausgespart, in dessen Bereich die vordersten Enden beider Aperturae nasales internae auch weiterhin eine Communication der primären Nasenhöhle mit der Mundhöhle vermitteln. Durch weiteres Herabwachsen des nasoseptalen Gebietes wird es in die beiden Canales nasopalatini zerlegt, die zeitlebens offen bleiben. Die Cartilago palatina dehnt sich nun in den Theil des secundären Gaumens aus, der dicht hinter dem Gaumenloch liegt, sie begrenzt somit später den Canalis nasopalatinus von hinten. Auch am isolirten Skelett ist das leicht erkennbar (Textfig. 55 auf p. 633). Die Knorpelplatte trennt hier von der grossen Fenestra basalis das vorderste Ende als Foramen nasopalatinum ab, und durch dieses hindurch bleibt eben die Communication zwischen Mund- und Nasenhöhle als Canalis nasopalatinus bestehen, während der hintere viel grössere Hauptabschnitt der Fenestra basalis von dem secundären Gaumen unterlagert wird. Im Bereich des Canalis nasopalatinus öffnet sich das JACOBSON'sche Organ und demnach auch die Röhre der Cartilago paraseptalis (Textfig. 51 auf p. 631).

Als letzter Bestandtheil der knorpeligen Nasenkapsel wäre endlich das Septum zu nennen. Dieses, für das in früheren Stadien (45a, 45) zwei Knorpelherde, ein hinterer und ein vorderer, nachweisbar waren, verknorpelt in ganzer Ausdehnung und verschmilzt hinten mit der caudalen Wand, dorsal mit dem Tectum des präcerebralen Abschnittes der Kapsel, ventral mit den Laminae transversales anteriores und posteriores, vorn mit dem Kuppelknorpel. Dicht hinter letzterem bleibt in dem Septum eine grössere Lücke, die Fenestra septi nasi. In dem subcerebralen Gebiet der Nasenkapsel steht das Septum zwischen den beiden Fenestrae cribrosae lange Zeit hindurch mit freiem Rande an; der vordere Theil dieser Randpartie erhebt sich dabei stärker und springt in das Gebiet des Recessus supracribrosus vor (Textfig. 31 auf p. 600). Durch die Ausbildung der Lamina cribrosa wird dieser Abschnitt des Septums als Crista galli dem Schädelraum zugetheilt: die Balken der Lamina setzen sich in einiger Entfernung unterhalb seines oberen Randes an. Weiterhin setzt sich jedoch, wie bei der Lamina cribrosa erwähnt wurde, die Bildung von Knorpelbalken auch an beiden Seiten der Crista galli fort, so dass diese selbst von Balken bedeckt wird und so auch am erwachsenen Schädel nicht frei sichtbar ist (Textfig. 56 auf p. 647).

Trotz wiederholter Durchmusterung der Serien 44, 45 und 45a bin ich mir nicht ganz klar darüber geworden, wie sich die zwei Septalplatten der Stadien 45 und 45a zu dem einheitlichen septalen Verknorpelungsgebiet auf Stadium 44 verhalten. Es ist mir am wahrscheinlichsten, dass der erste Anfang der Knorpelbildung in einem einheitlichen Herde erfolgt (Stad. 44), dass aber dann der Verknorpelungsprocess in der vorderen und der hinteren Hälfte selbständig fortschreitet, während er in der Mitte zurückbleibt. Das erscheint verständlich, wenn man das Wachsthum der Gesammtnasenhöhle berücksichtigt. SEYDEL, der die Formgestaltung der Nasenhöhle Schritt für Schritt verfolgte, hat festgestellt, dass das Längenwachsthum der Höhle während der Stadien 43 bis 46 wesentlich den mittleren Abschnitt derselben betrifft, so dass dadurch der primitive Boden der Nasenhöhle, der sich nur in sehr geringem Grade verlängert, mehr und mehr nach vorn geschoben wird und sich damit von dem vorderen Rande der Schlussplatte entfernt. Die genannten Stadien sind nun die, in denen die Verknorpelung beginnt, und es erscheint somit einleuchtend, dass dieselbe vorn und hinten rascher erfolgt, als in den mittleren Partien, in denen das stärkste Wachsthum erfolgt. Ich möchte diese letzteren somit geradezu als eine Wachsthumszone betrachten, deren Bestand es dem Septum ermöglicht, sich dem in den mittleren Partien der Nasenhöhle besonders starken Längenwachsthum anzupassen.

Die Verknöcherungsprocesse im Gebiete des primordialen Nasenskeletes wurden nicht mehr verfolgt; dieselben treten offenbar, wie die Befunde von W. N. Parker (s. p. 632) lehren, recht spät auf. Wie bei allen Säugern bleibt der vorderste Theil der Nasenkapsel als „knorpelige Nase“ erhalten; nach den Angaben von Broom (s. p. 655) begreift diese Partie den vorderen Theil mit Einschluss der Lamina transversalis anterior, der knorpeligen Gaumenplatte und der Paraseptalknorpel. Genaues über die Grenze ist nicht bekannt. Wieviel Ossificationscentren für das hintere Gebiet auftreten und welche, ist ganz unbekannt; nach Van Bemmelen's Darstellung hängt das „Ethmoidale“ des erwachsenen Schädels ohne Grenze mit dem „Sphenoidale“ zusammen, und auch das Maxilloturbinale scheint nicht selbständig zu sein. Es kann wohl angenommen werden, dass auch bei *Echidna* der hinterste Theil der Nasenkapsel von Centren aus verknöchert, die nach der für die übrigen Säuger gültigen Nomenclatur als präsphenoidal zu bezeichnen wären.

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

1) Verknorpelung der Nasenkapsel; Vergleich mit den Befunden von Noordenbos. Vergleicht man die Vorgänge der Nasenkapselentwickelung bei *Echidna* mit denen, die Noordenbos für *Talpa* geschildert hat, so ergeben sich weitgehende Uebereinstimmungen. Auch bei *Talpa*-Embryonen erfolgt die Verknorpelung der Nasenkapsel von mehreren bestimmt localisirten Centren aus. Noordenbos beschreibt ein unpaares im Septum und dazu vier paarige: ein vorderes und ein hinteres auf jeder Seite. Als Ausgangsherd für die Verknorpelung des Septum nasi findet Noordenbos eine Knorpelplatte, die er Trabekelplatte nennt. Es kann keine Frage sein, dass dieselbe meiner „hinteren Septalplatte“ entspricht. Noordenbos giebt ferner an (p. 379 seiner Arbeit), in einigen Präparaten den Eindruck gehabt zu haben, als wäre der vordere, dem Nasenrücken parallel verlaufende Abschnitt der „Trabekelplatte“ selbständig, und damit wäre eine weitere Uebereinstimmung mit *Echidna* gegeben, wo in Stadium 45 und 45a ausser dem hinteren noch ein vorderes septales Centrum (vordere Septalplatte) nachweisbar war. Weitere Untersuchungen müssen feststellen, ob die beiden septalen Knorpelherde auch bei anderen Säugern und besonders ob sie auch bei niederen Formen nachweisbar sind.

Etwas abweichend von dem bei *Echidna* Beschriebenen vollzieht sich nach Noordenbos bei *Talpa* die Bildung des Daches und der Seitenwand der Nasenkapsel. Bei *Talpa* geht die Verknorpelung von dem dorsalen Septumrand aus eine Strecke weit auf das Dach einer jeden Nasenhöhle über, der Rand „spaltet sich in zwei schmale Lamellen, die sich ein wenig lateralwärts umbiegen und die ersten Anlagen des Knorpelgefüges vom Nasenrücken bilden“. Noordenbos bezeichnet sie dementsprechend als Tectum nasi. Ganz unabhängig von ihnen entsteht bei *Talpa* jederseits ein kleines Knorpelplättchen im vorderen Theil der lateralen Nasenhöhlenwand und bildet die erste Anlage des seitlichen Abschnittes der knorpeligen Nasenkapsel, die erst relativ spät mit der Anlage des Daches verschmilzt. Dass diesen seitlichen Knorpelplättchen bei *Talpa* (Cartilagines paranasales nennt sie Noordenbos) die Lateralplatten bei *Echidna* entsprechen, scheint mir zweifellos; der Unterschied liegt nur darin, dass die letzteren eine grössere mediale Ausdehnung besitzen, so dass sie auch die Anlage beider Dachhälften bis zum Septum bilden. Dabei mag indessen nochmals betont werden, dass ich über die Bildung des Daches und der Seitenwand im vordersten Abschnitt der Nasenhöhle bei *Echidna* keine Beobachtungen machen konnte.

Wie bei *Echidna*, so erfolgt aber auch bei *Talpa* die Verknorpelung des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel von einem besonderen Herde aus. Auch bei *Talpa* schildert Noordenbos ihr Auftreten am caudalen Umfang der Nasenhöhle, und die Abbildung (Fig. 26) zeigt ihre Ausdehnung auf den lateralen Umfang derselben. Von besonderer Wichtigkeit ist dabei noch, dass Noordenbos bei *Talpa* diese Caudal-

platte, wie ich sie genannt habe, auch auf die dorsale Hälfte des Gewebes am caudalen Nasenhöhlenumfang ausgedehnt fand, rostral von der zarten Radix anterior alae orbitalis. Ich komme hierauf zurück.

Ueber die Verknorpelung des primären Bodens der Nasenkapsel (der Lamina transversalis anterior) und über die des Kuppelknorpels macht NOORDENBOS keine Angabe.

Das hintere septale Knorpelgebiet führt bei NOORDENBOS den Namen Trabekelplatte. NOORDENBOS geht dabei, wie schon bei Besprechung der Orbitotemporalregion gezeigt wurde, von der irrthümlichen Vorstellung aus, dass bei allen niederen Wirbelthieren, incl. der Reptilien und Vögel, noch zwischen den Nasensäcken die Haupttheile der paarigen knorpeligen Trabekel liegen. Das ist nun allerdings nicht der Fall, aber auf Grund einer anderen Thatsache liesse sich der Name Trabekelplatte vertheidigen. Ich habe selbst seiner Zeit (1893) die Bezeichnung „vordere Trabecularplatte" für die Knorpelplatte des Frosch-Chondrocraniums gebraucht, die, zwischen den hinteren Theilen der Nasensäcke gelegen, auch als „Internasal"-, „Ethmoidal"- oder „Ethmo-Vomerin-Platte" bezeichnet worden ist und die paarigen Trabekel vorn verbindet. Indessen möchte ich einer völligen Homologie dieser vorderen Trabecularplatte von *Rana* mit der Trabekelplatte von *Talpa* oder gar mit der hinteren Septalplatte von *Echidna* doch nicht das Wort reden, da die letztere meines Erachtens auch Theile umfasst, die bei niederen Wirbelthieren im vordersten Theil der Orbitotemporalregion liegen und bei tropibasischen Schädeln das Septum interorbitale bilden (s. den nächsten Abschnitt).

2) Der subcerebrale Theil der Nasenkapsel von *Echidna* und seine morphologische Deutung. Der hintere, subcerebral gelegene Abschnitt der Nasenkapsel von *Echidna* bietet ein im Vergleich mit den Nasenkapseln anderer Säuger fremdartiges Verhalten und erfordert daher eine besondere Betrachtung. Das Besondere liegt in der sehr starken caudalen Ausdehnung der Nasenhöhle, die so weit geht, dass der hintere Umfang der letzteren bis nahe an die Hypophyse heranreicht. Das hat natürlich eine wesentliche Alteration der Skeletverhältnisse zur Folge. Wir finden schon am Knorpelschädel von der Sella turcica aus die Lamina infracribrosa schräg nach vorn bis zur Fenestra cribrosa aufsteigen und so den caudal-dorsalen Abschluss des Theiles der Nasenhöhle bilden, der sich noch über die Fenestra cribrosa hinaus caudalwärts erstreckt. Was bedeutet diese Lamina infracribrosa? Andere Säuger zeigen in der fraglichen Gegend vor der Sella turcica einen sehr schmalen medianen Abschnitt der Schädelbasis, an dessen Dorsalrand jederseits eine Ala orbitalis mit zwei das Foramen opticum zwischen sich fassenden Wurzeln anstösst, und der vorn in das Nasenseptum übergeht. Vor der Radix anterior der Ala orbitalis steht vertical-quer die Hinterwand der Nasenkapsel, die mit dem Septum verwachsen oder von ihm getrennt sein kann. (Sehr deutlich sind die geschilderten Verhältnisse erkennbar auf dem FISCHER'schen Modell des Chondrocraniums von *Talpa*; FISCHER 1901; Fig. 7 auf Taf. XXXI/XXXII. Hier bei *Talpa* besteht Verwachsung zwischen dem Septum und der Caudalwand der Nasenkapsel.) Dass das Verhalten von *Talpa* primitiver ist als das von *Echidna*, kann nicht fraglich sein; auch die Reptilien (Rhynchocephalen und Saurier) besitzen die selbständige Hinterwand der Nasenkapsel, das Planum antorbitale (s. die Abbildungen des *Lacerta*-Craniums in meiner Arbeit von 1900). Eins freilich ist auch bei *Talpa* nicht mehr primitiv: die Verwachsung des medialen Randes dieses Planum antorbitale mit dem Septum. Auch für die Säuger müssen wir von einem Zustand ausgehen, wo das Planum antorbitale vom Septum durch einen Spalt getrennt wird. In der Lamina infracribrosa von *Echidna* haben wir nun wohl sicher, wenigstens in der Hauptsache, die gemeinsame Hinterwand der Gesammtnasenkapsel, also die mit dem Septum und unter einander vereinigten Plana antorbitalia zu sehen, die durch die starke caudale Ausdehnung der Nasenhöhlen so weit caudalwärts vorgeschoben wurden. Zweifelhaft kann man nur über das Schicksal der beiden Wurzeln der Ala orbitalis sein, speciell über das der vorderen Wurzel. Dieselbe stösst bei *Echidna* an die Nasenkapsel seitlich von der Fenestra cribrosa an, erreicht also den median gelagerten Boden der vorderen Orbitotemporalregion nicht mehr. Da wäre zweierlei denkbar: entweder der mediale Abschnitt der Radix

anterior ist ganz zu Grunde gegangen unter dem Druck des zurückgeschobenen Planum antorbitale, oder er hat sich mit diesem zur Bildung der Lamina infracribrosa vereinigt. Mit anderen Worten: die Lamina infracribrosa stellt entweder nur die beiden Plana antorbitalia dar oder diese plus den medialen Abschnitten der vorderen Wurzeln der Alae orbitales. Wie im descriptiven Theil bemerkt wurde, habe ich vergeblich versucht, in dem Gewebe, aus dem die Lamina infracribrosa hevorgeht, eine Zusammensetzung aus zwei Lamellen, die jenen beiden Componenten entsprechen könnten, zu finden; es besteht von vornherein eine einheitliche Lamelle, die viel mehr als Theil des perirhinischen Gewebes, d. h. als Nasenkapsel-Hinterwand erscheint wie als Schädelbasis resp. als Theil der Ala orbitalis. Somit ist die erste der beiden genannten Möglichkeiten wahrscheinlicher; doch kommt darauf nicht so viel an (s. auch p. 700). Bezüglich der Radix posterior der Ala orbitalis s. Orbitotemporalregion (p. 701).

Die ventralen Abschnitte der Plana antorbitalia sind bei *Echidna* als mit dem Balkenboden verschmolzen aufzufassen, und diese Auffassung findet auch in der Entwickelungsgeschichte ihre Bestätigung. Dass die Lamina transversalis posterior bei *Echidna* ebenfalls dem Balkenboden vorn ansitzt, ist selbstverständlich.

Die auseinandergesetzte Betrachtungsweise führt aber noch zu einem anderen Schluss, der den hinteren Abschnitt des Nasenseptums von *Echidna* betrifft. Es ergiebt sich, glaube ich, die unabweisbare Folgerung, dass dieser Skeletabschnitt dem vorderen Theil des Septum interorbitale der Reptilien, z. B. von *Lacerta*, entspricht. Die oben besprochene starke Ausdehnung der Nasenhöhle in caudaler Richtung setzt einen Ausgangszustand der Nasenkapsel voraus, wie ihn *Lacerta* z. B. zeigt: nämlich eine Kapsel, deren hintere Kuppel vom Nasenseptum losgelöst ist. Thatsächliche Befunde auch an anderen Formen bestätigen, dass wir ganz allgemein auch für die Säuger dieses Verhalten zum Ausgang nehmen müssen: die Selbständigkeit der hinteren Kuppel gegenüber dem Septum findet sich noch bei manchen Formen, und auch bei *Echidna* glaube ich noch eine letzte Andeutung davon in dem Verhalten sehen zu dürfen, das die Anlage der Lamina transversalis posterior auf jungen Stadien zeigt. Dieses Gewebe biegt nämlich mit seinen medialen Partien ausgesprochen auf die Lateralfläche des Septums nach oben um, geht aber nicht eigentlich in die Knorpelanlage des Septums über. Das spricht für die frühere Selbständigkeit der Lamina transversalis posterior und der ganzen hinteren Kuppel gegenüber dem Septum. Legen wir jenen Ausgangszustand zu Grunde, so ergiebt sich das Weitere von selbst: die caudalwärts sich vergrössernde Nasenhöhle wird dabei das Planum antorbitale in caudaler Richtung vor sich her geschoben haben, und zwar neben dem Septum interorbitale, das so in internasale Lage kommen musste. Bei *Echidna* ist dieser Process so weit gediehen, wie überhaupt möglich: die hintere Kuppel der Nasenkapsel stösst ja, wie wir gesehen haben, direct an den Balkenboden (Boden der Sella turcica) an. Ein freier Abschnitt des Septum interorbitale besteht somit überhaupt nicht mehr, letzterer ist in ganzer Ausdehnung in die Nasenkapsel eingeschlossen. (Dass man für die Ableitung der Säuger nicht von Formen ausgehen darf, bei denen das Septum interorbitale eine so grosse Ausdehnung besitzt wie etwa bei *Lacerta*, ist wohl selbstverständlich. Es giebt aber auch sogar noch unter den Sauriern solche, die ein viel geringer entwickeltes Septum besitzen. Für die principielle Erörterung ist das gleichgültig.) Bei den übrigen Säugern ist der Einschluss des Septum interorbitale in die Nasenkapsel offenbar in einem sehr verschiedenen Grade erfolgt, der von der Entfaltung des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel abhängig ist. Der frei bleibende Theil des Septums stellt den basalen medianen Knorpelbalken dar, der sich vorn an den Balkenboden anschliesst und den beiden Wurzeln der Wurzeln der Ala orbitalis zur Befestigung dient. Dass statt seiner manchmal noch eine schmale mediane Platte, die noch ausgesprochenere Septumähnlichkeit besitzt, vorhanden ist, hat Fischer (1903) für *Semnopithecus* gezeigt, ich selbst habe es kürzlich in meinem Rostocker Vortrag (1906) für *Lepus* und *Sus* auf

Grund von Präparaten der Herren Dr. Voit und Dr. Schorr hervorgehoben. An der eben genannten Stelle wurde auch die oben für *Echidna* angestellte Betrachtung über das Septum interorbitale schon ganz allgemein für die Säuger entwickelt, wobei auch anerkannt wurde, dass kürzlich M. Weber (1904) die principiell gleiche Anschauung geäussert. Auch das wurde betont, dass damit die Frage nach dem platy- oder tropibasischen Charakter des Säugerschädels aufs neue zu Gunsten des tropibasischen Charakters entschieden ist.

Somit haben wir für das Verständniss des hinteren Abschnittes des Ethmoidalskeletes von *Echidna* von einem Zustand auszugehen, wo, wie etwa bei *Lacerta*, das Planum antorbitale vertical vom Hinterrand der Fenestra olfactoria herabhing, und die ganze hintere Kuppel vom Septum losgelöst war. Eine continuirlich von der Lamina transversalis anterior bis zur Lamina transversalis posterior reichende Cartilago paraseptalis kann noch als weiteres Merkmal dieses primitiven Zustandes hinzugefügt werden. Von ihm aus erfolgte dann die starke Verlängerung der Nasenhöhle in caudaler Richtung, die entsprechende Verlagerung der Plana antorbitalia, die Einbeziehung des Septum interorbitale in die Nasenhöhle, die Verdrängung des medialen Abschnittes der Radix anterior der Ala orbitalis, die Verwachsung der letzteren mit der Nasenkapsel selbst und endlich die Verwachsung der ganzen hinteren Kuppel mit dem Balkenboden und mit dem Septum. Die Continuitätstrennung der Cartilago paraseptalis ist wohl, zum Theil wenigstens, als eine Folge der Fixation der hinteren Kuppel aufzufassen (s. unten).

3) Sonstige Uebereinstimmungen des Ethmoidalskeletes von Echidna mit dem der Reptilien und Amphibien. Grundform der Nasenkapsel der terrestrischen Wirbelthiere. Die Aehnlichkeit, die das Ethmoidalskelet von *Echidna* mit dem gewisser Reptilien, speciell der Saurier, darbietet, ist im höchsten Grade auffallend. Es sind nur wenige Punkte, die abweichen; in allen Hauptsachen sind die Uebereinstimmungen frappant. Die wesentlichsten Unterschiede sind die im vorhergehenden Abschnitt genannten: die sehr starke Längenausdehnung in caudaler Richtung, die dadurch bedingte Alteration des vorderen orbito-temporalen Skeletes und die Fixation des caudalen Abschnittes der Nasenkapsel. Versuchen wir nun den Vergleich im Einzelnen durchzuführen, unter Zugrundelegung der Zustände bei *Lacerta agilis*, die mir durch das Modell am anschaulichsten sind (vergl. Gaupp 1900 und 1905 a).

Sehr in die Augen fallend ist die Aehnlichkeit, die der vordere Abschluss der Nasenkapsel und die Umgebung der Fenestra narina bei *Echidna* und *Lacerta* zeigen (vergl. Gaupp, 1905 a, Figg. 4 u. 5). Wir finden bei beiden Formen eine längliche, seitwärts blickende Fenestra, vorn, oben, hinten, unten von Knorpel umrandet und in ihrem vorderen oberen Abschnitt von der Apertura nasalis externa eingenommen. Bei beiden Formen sind ferner zwei Processus alares vorhanden, ein Proc. alaris superior, der von oben, und ein Proc. alaris inferior, der von vorn und unten her gegen die Fenestra vorspringt, und die beide das für die Apertura nasalis externa bestimmte Gebiet begrenzen. Nur eine Besonderheit fällt in diesem vordersten Abschnitt der Nasenkapsel bei *Echidna* auf: die starke Verbreiterung des Bodens. Auf diese wird gleich zurückzukommen sein.

Auf die Nothwendigkeit, die drei Begriffe: Apertura nasalis externa, Fenestra narina, Apertura piriformis, auseinanderzuhalten, wies ich unlängst hin (1905 a, p. 280). Sehr interessant verhält sich die Umgebung der Apertura nasalis externa bei *Ornithorhynchus*. Hier wird das für die Apertur bestimmte vordere Gebiet der Fenestra narina ringförmig von Knorpel umgeben (cf. die Modellabbildung bei J. T. Wilson 1901, Fig. 2). Ich sehe in der Bildung dieses Anulus alaris, wie man ihn nennen könnte, eine secundäre Einrichtung, hervorgegangen aus einer Vereinigung der beiden Alarfortsätze. Schon an anderer Stelle habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass auch bei *Rana* von der grossen Fenestra narina nur der vorderste

Theil für die Apertura nasalis externa bestimmt ist und durch einen Processus alaris inferior, der dem von *Lacerta* und *Echidna* vergleichbar ist, eine besondere Abgrenzung erfährt (1905 a, p. 282).

Abgesehen von der oben berührten starken Verbreiterung im vordersten Kapselabschnitt sind auch die Verhältnisse des Kapselbodens bei *Echidna* ganz ähnlich denen von *Lacerta* und direct mit diesen vergleichbar. Bei beiden Formen finden wir in dem primären Boden des Cavum nasale eine Lamina transversalis anterior, die medial mit dem Septum und lateral mit der Seitenwand hinter der Fenestra narina zusammenhängt. Bei *Lacerta*, wo diese Fenestra sich nicht so weit nach hinten ausdehnt, wie bei *Echidna*, kommt so hinter ihr eine Zona anularis der Nasenkapsel zu Stande, d. h. ein Gebiet, in dem die Nasenhöhle dorsal, lateral, ventral, medial von Knorpel umgeben ist. (Das Gleiche ist auch noch bei vielen Säugern der Fall.) Ganz wie bei *Lacerta* gehen nun auch bei *Echidna* vom Hinterrand der Lamina transversalis anterior zwei besondere Gebilde nach hinten: die Cartilago parseptalis und der Processus palatinus. Was die Cartilago paraseptalis anlangt, so besitzt sie bei *Echidna* eine geringe Länge und endet hinten frei, in weitem Abstand von der Lamina transversalis posterior. Dass darin ein abgeänderter Zustand zu sehen ist, kann nach allem, was wir darüber wissen, nicht zweifelhaft sein. Bei den Lacertiliern dehnt sich der Knorpelstreifen bis zur hinteren Kuppel der Nasenkapsel aus, und in gleichem Verhalten findet er sich unter den Säugern auch bei *Halmaturus*, wie Seydel gezeigt hat. So ist die Reduction seiner hinteren Hälfte zweifellos ein secundäres Verhalten, das hauptsächlich wohl in Zusammenhang steht mit der Fixation des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel. Bei *Lacerta* ist die ganze hintere Hälfte der Nasenkapsel sehr wenig fixirt. Die Cart. paraseptalis ist nur lose mit dem Septum verbunden, der mediale Rand des Planum antorbitale vom Septum getrennt, und nur die Cartilago sphenoethmoidalis stellt eine Fixation des hinteren Nasenkapselabschnittes an dem Septum interorbitale her. Es scheint mir, dass bei dieser Anordnung das Nasengerüst von *Lacerta* eine gewisse Nachgiebigkeit erhalten muss, die bei den Bewegungen des Kieferapparates eine Rolle spielt. Bei *Echidna* kann davon keine Rede mehr sein, da der hintere Nasenkapselabschnitt mit der orbitotemporalen Schädelbasis verwachsen ist, und darauf ist vielleicht — zum Theil wenigstens — die Längenreduction der Cartilago paraseptalis zurückzuführen. Doch mag, wie Seydel meint, auch die starke Verlängerung der Schnauze hierfür als bedingendes Moment in Frage kommen. Das Erhaltenbleiben des vordersten Abschnittes des Paraseptalknorpels erklärt sich durch die Beziehungen, die derselbe zum Jacobson'schen Organ gewonnen hat. Entsprechend der hohen Ausbildung des letzteren zeigt auch er eine besonders gute Entwickelung: den Schluss zu einer vollkommenen Röhre und die muschelartige Knorpelleiste seiner lateralen Wand, Besonderheiten, die er mit dem Paraseptalknorpel von *Ornithorhynchus* theilt (Symington 1891).

Die Monotremen zeigen also, dass die Längenentwickelung des Paraseptalknorpels nicht von der Entfaltung des Jacobson'schen Organs bedingt wird. Denn obwohl das letztere, wie schon Symington betont hat, gerade bei den Monotremen ein Maximum der Ausbildung zeigt, ist der Paraseptalknorpel in seinem hinteren Abschnitt zu Grunde gegangen. Das steht ganz im Einklang mit der Vorstellung, die bezüglich der Phylogenese der Cartilago praeseptalis jetzt wohl überall angenommen ist: dass der Paraseptalknorpel einen vom Septum losgelösten Bodenabschnitt der Nasenkapsel darstellt, der ursprünglich nichts mit dem Jacobson'schen Organ zu thun hatte. Ich weiss nicht, ob irgendwo schon bestimmt darauf hingewiesen ist, dass bei der Nasenkapsel von *Rana* der in Frage kommende Knorpelstreifen thatsächlich vorhanden ist, als eine Leiste, die dem unteren Rande des Septums homocontinuirlich ansitzt und sich von der Lamina transversalis anterior bis zur Lamina transversalis posterior erstreckt.

Auch der zweite Fortsatz, der vom Hinterrande der Lamina transversalis anterior entspringt und der oben als Processus palatinus bezeichnet wurde, ist bei *Lacerta* vorhanden, wenn auch in etwas anderer Form (Gaupp 1900; Fig. 2, Taf. XLII/XLIII). Es ist der Knorpel, den Seydel als Gaumenfortsatz

bezeichnet hat, weil er in den gleichnamigen von der Seite her vorspringenden Schleimhautwulst eingelagert ist, und den ich (1900, p. 571) Cartilago ectochoanalis nannte, weil der Name Processus palatinus auch für andere Dinge gebraucht worden ist. Das eigenthümliche Verhalten des Knorpels bei *Echidna* lässt nun allerdings den Namen Cartilago ectochoanalis als nicht zweckmässig erscheinen und die Bezeichnung Processus palatinus vorziehen. Der Knorpel lagert sich nämlich nicht nur in den Gaumenfortsatz ein, sondern dehnt sich in diesem auch unter der Cartilago paraseptalis gegen die Mittellinie hin aus und verschmilzt hier bei älteren Beuteljungen mit dem der anderen Seite. Dadurch wird das vorderste Ende der Fenestra basalis (die der primären Apertura nasalis interna entspricht) als Foramen nasopalatinum selbständig. Ich glaube somit, dass wir auch in der merkwürdigen Bildung der knorpeligen Gaumenplatte der Monotremen (auch *Ornithorhynchus* besitzt sie) eine direct an den Lacertilier-Zustand anzuknüpfende Erscheinung zu sehen haben. Eine dem Planum antorbitale sich anschliessende Lamina transversalis posterior, wie sie *Echidna* und den meisten Säugern zukommt, fehlt bei *Lacerta*, ist aber z. B. bei *Rana*, wenn auch in geringer Ausdehnung, vorhanden.

Was nun die starke Verbreiterung des Bodens unterhalb der Fenestra narina anlangt, so liegt darin ein auffallender Unterschied, den *Echidna* gegenüber den Lacertiliern zeigt. Bei *Lacerta* reicht die Lamina transversalis anterior nicht bis zur vorderen Kuppel nach vorn, sondern hört weiter hinten auf, und nur eine schmale mit dem Ventralrand des Septums verbundene Leiste schliesst sich ihr nach vorn hin an, um in den Kuppelknorpel überzugehen. Infolgedessen dehnt sich die Fenestra narina bei *Lacerta* auch weit basalwärts, eben bis zu jener Leiste, aus. Es darf aber füglich bezweifelt werden, dass dieses Verhalten von *Lacerta* als ein ursprüngliches aufzufassen ist; nach den Abbildungen von Schauinsland zu schliessen, dehnt sich bei *Sphenodon* z. B. die Lamina transversalis anterior viel weiter nach vorn, bis zum Kuppelknorpel, aus, und ausgedehntere Untersuchungen werden somit möglicher Weise auch bei Sauriern noch ähnliche Verhältnisse aufdecken. Unter den Amphibien zeigt *Rana* in dieser Gegend eine ganz merkwürdige Uebereinstimmung mit *Echidna*. Auch am Froschcranium erstreckt sich die Lamina transversalis anterior vorn bis zum Kuppelknorpel, und zugleich springt sie unterhalb der Fenestra narina weit nach der Seite vor, biegt sich sogar mit ihrem freien Rande ventralwärts um, ganz wie bei *Echidna* auf jüngeren Stadien (Taf. LXIX, Fig. 7). Ich habe bei *Rana* diesen umgebogenen Theil der Leiste, der sich auf das Praemaxillare stützt, als Crista subnasalis bezeichnet: dieselbe drängt hier den primären Nasenboden von dem Praemaxillare ab und schafft so einen subnasalen Raum für Schläuche der Intermaxillardrüse. Das Verhalten zum Praemaxillare ist ja nun bei *Echidna* etwas anders, aber die Verbreiterung des Bodens zu einer Crista marginalis bleibt unmittelbar mit den Verhältnissen bei *Rana* vergleichbar. Auch noch eine weitere Amphibienähnlichkeit dieser Gegend von *Echidna* ist hier zu erwähnen: das Verhalten des Ductus nasolacrimalis, auf das ich schon vor einiger Zeit (1905 a) hinwies. Dieser Gang tritt bei *Rana* wie bei *Echidna* durch den hinteren Theil der Fenestra narina zur Nasenhöhle, während er bekanntlich bei *Lacerta* viel weiter hinten, hinter dem Seitenwandbezirk der Zona anularis, unter der Incisura infraconchalis zu der Gaumenrinne tritt. Die beiden Mündungsstellen werden am Knorpelskelet durch die breite Seitenwand der Zona anularis von einander getrennt: bei Amphibien und *Echidna* liegt die Mündung vor, bei den Sauriern hinter dieser Seitenwand. Wie diese Zustände mit einander zu verknüpfen sind, entzieht sich bisher der genaueren Kenntniss.

Zweierlei Möglichkeiten kommen wohl nur in Frage. Entweder: von dem Amphibienzustand, d. h. dem Zustand der vorderen „narinen“ Mündung aus hat sich bei Sauriern die Mündungsstelle caudalwärts verschoben; oder: es hat sich bei Sauriern eine zweite „infraconchale“ Communication zwischen dem Thränennasengang und der lateralen Gaumenrinne hergestellt, und nach Ausbildung derselben ist das frühere vordere Stück des Ganges mit der narinen Mündung zu Grunde gegangen. Beobachtungen, die Walzberg (1876) an Säugethieren gemacht hat, scheinen zu Gunsten der letzteren Auffassung zu sprechen.

Nach WALZBERG's Darstellung ist auch für die placentalen Säuger die narine Mündung des Ductus nasolacrimalis die Norm (wie bei *Echidna*), doch fand sich beim Schwein und manchmal beim Hund ausserdem noch die weiter hinten gelegene infraconchale Mündung. (Das Genauere ist bei WALZBERG nachzulesen.) Danach würde die Annahme nahe liegen, dass die Amnioten ursprünglich die beiden Mündungen besassen, und dass von diesem Zustand aus sich die beiden differenten Zustände (narine Oeffnung — Säuger; infraconchale Oeffnung — Saurier) ausbildeten. Indessen ist hier Vorsicht bei der Beurtheilung geboten. Das vorliegende Thatsachenmaterial ist noch so spärlich, dass die Entstehung des Saurierverhaltens durch eine wirkliche Verschiebung der nasalen Mündung des Thränennasenganges noch durchaus nicht auszuschliessen ist. Dass eine solche Verschiebung thatsächlich vorkommt, ist keine Frage. So finde ich bei *Galeopithecus* die Mündung zwar sehr weit vorn, aber am Boden der Nasenhöhle, und der Gang läuft dann nicht durch die Fenestra narina, sondern über der Lamina transversalis anterior nach hinten und durchsetzt dann die knorpelige Nasenseitenwand in langem Kanale. Daraus folgt, dass der Ductus nasolacrimalis ganz ebenso wie Nerven und Gefässe auch durch den Knorpel hindurchwandern kann, diesen gewissermaassen zerschneidend. Um demnach zum wirklichen Verständniss des Verhaltens des Thränennasenganges bei den Sauriern zu gelangen, ist es dringend wünschenswerth, dass das knorpelige Nasenskelet einer grösseren Anzahl von Amnioten genauer bekannt würde, eine Forderung, die speciell für die Säuger auch schon an anderer Stelle erhoben wurde (p. 655). Einstweilen möge aber nochmals hervorgehoben sein, dass die narine Mündung des Ductus nasolacrimalis bei den Säugern nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse zu den Amphibien-Aehnlichkeiten zu zählen ist.

Auch die Seitenwand der Nasenkapsel von *Echidna* lässt mit den Reptilien und Amphibien übereinstimmende Verhältnisse erkennen. Von grossem Interesse ist das Vorhandensein eines Processus maxillaris anterior und eines Processus maxillaris posterior am hinteren Abschnitt der Seitenwand, mit denen sich die letztere auf das Maxillare und das Palatinum stützt. Dass bei einem Säuger selbst hier noch so ausgesprochene Uebereinstimmung mit den Reptilien- und Amphibienverhältnissen zu finden seien, war bisher nicht bekannt (vergl. GAUPP 1900, p. 574). In dem obersten Gebiet der Seitenwand wurde ferner ein für den R. lateralis nasi bestimmtes Foramen als Foramen epiphaniale beschrieben. Auch dies ist keine neue Bildung, sondern schon bei Reptilien zu finden. Das typische Verhalten des N. ophthalmicus bei Amphibien und Reptilien ist, dass er, als N. ethmoidalis aus der Orbita in die Nasenhöhle getreten, in zwei Aeste zerfällt, den R. medialis nasi und den R. lateralis nasi. Der R. medialis nasi läuft über die Olfactoriusäste hinweg an das Septum und zieht hier entlang, um vorn aus der Nasenkapsel zur Prämaxillargegend durchzubrechen. Dies geschieht bei Urodelen, Anuren und Lacertiliern durch ein besonderes Foramen apicale. Der R. lateralis nasi nimmt einen mehr lateralwärts gerichteten Verlauf und verlässt die Nasenkapsel bei *Lacerta* durch ein besonderes Foramen, für das ich (1905 b, p. 587 und 766) die Bezeichnung For. epiphaniale vorgeschlagen habe (von ἐπιφάνεια, Kegelmantel, im Gegensatz zu For. apicale; die Nasenkapsel als halb-kegelförmig gedacht). Bei *Echidna* finde ich nun noch das gleiche Theilungsschema des N. ophthalmicus. Der R. medialis nasi ist allerdings sehr dünn, und ich habe ihn nicht sehr weit verfolgen können, mich aber doch von seiner Existenz überzeugt. Um so kräftiger ist der R. lateralis nasi, und dieser dringt, wie bei *Lacerta*, wieder durch ein besonderes Foramen der Nasenkapsel auf die Oberfläche derselben. Dass dieses Foramen trotz seiner gleich zu besprechenden Besonderheiten dem Foramen epiphaniale von *Lacerta* entspricht, kann wohl nicht fraglich sein.

An dieser Stelle sei dann auch kurz der Homologie des Maxilloturbinale gedacht. Ich habe im Gebiet der hinteren Nasenkapselhälfte, vor dem Abgang des Processus maxillaris anterior, eine flache Einziehung des ventralen Randes der Seitenwand als Incisura infraconchalis bezeichnet (Taf. LXX, Fig. 8). Auch bei *Lacerta* findet sich eine solche, genau an der gleichen Stelle, nur etwas tiefer einschneidend. Aber über ihr springt auch bei *Lacerta* die Nasenmuschel von der Seitenwand aus vor, ebenso wie bei *Echidna* das Maxilloturbinale. Bei der weit gehenden Uebereinstimmung der Nasenskelete von *Lacerta* und *Echidna* möchte ich auch diesen Punkt für nicht ganz gleichgültig halten. Die Gleichheit der

topographischen Beziehungen am Skelet spricht meines Erachtens zu Gunsten der seit GEGENBAUR ziemlich allgemein angenommenen, neuerdings aber von SEYDEL (1899) bestrittenen Vorstellung, dass das Maxilloturbinale der Säuger der Reptilienmuschel zu homologisiren sei. Ich kann mich somit der Anschauung des um die Morphologie der Nasenhöhle so hoch verdienten Forschers, wonach die Nasenmuschel der Reptilien dem Wulst entsprechen solle, aus dem die drei ersten Ethmoturbinalia von *Echidna* hervorgehen, nicht anschliessen. Die Ethmoturbinalia inclusive des Nasoturbinale sind wir vorläufig genöthigt, als Neuerwerbungen der Säuger anzusehen. In ihrer hohen Ausbildung repräsentirt *Echidna* sicherlich keinen primitiven Zustand mehr.

Fassen wir das bisher Gesagte zusammen, so ergiebt sich, dass das Nasenskelet von *Echidna* eine ganze Anzahl überraschender Reptilienmerkmale zeigt, wenn sich auch der Einfluss der sehr hohen Entfaltung des Geruchsorganes in einer Anzahl einseitiger Anpassungen äussert. Jedenfalls meine ich, dass wir auch in unserem Verständniss für das primordiale Nasenskelet der übrigen Säuger dadurch einen Schritt weiter kommen, und es wäre gewiss sehr angezeigt, wenn dasselbe nunmehr einmal eine eingehende vergleichende Betrachtung erführe. Bisher hat sich dieselbe fast nur mit dem Abschnitt beschäftigt, der als Ethmoidale verknöchert, hat dagegen die knorpelig bleibenden Theile recht stiefmütterlich behandelt. Und doch bilden dieselben nicht etwa ein secundär hinzugekommenes Anhängsel, sondern gehören genetisch durchaus mit den hinteren verknöchernden Teilen zusammen. Und wenn wir den Vergleich mit der Nasenkapsel der Reptilien, die durchweg knorpelig bleibt, durchführen wollen, dürfen wir bei den Säugern natürlich nicht einfach einen ganzen Abschnitt fortlassen. Die knorpelige Nase der Säuger in ihren verschiedenen Ausbildungen ist auf den vordersten Abschnitt der Reptiliennase zurückzuführen; dass für ihr Vorwachsen vor den Kieferschädel und die sich daran anschliessenden weiteren Ausgestaltungen der Fortfall des Processus praenasalis des Praemaxillare von Bedeutung ist, habe ich kürzlich (1906) erst wieder auseinandergesetzt. Einen Versuch zu einer vergleichenden Betrachtung der Nasen- und Schnauzenknorpel der Säuger hat SPURGAT (1896) gemacht, aber so fleissig diese Arbeit ist, so erschöpft sie den Gegenstand in keiner Weise. Durch die oben gegebene Analyse der Verhältnisse bei *Echidna* gewinnen wir jetzt vor allen Dingen den Anschluss an die Reptilien und Amphibien, und damit eine Vorstellung über den Zustand, von dem wir bei der Betrachtung der Befunde bei den terrestrischen Wirbelthieren überhaupt auszugehen haben. SPURGAT's Vorstellung von der ursprünglichen Idealform, als die zwei knorpelige Röhren anzusehen seien, die gleich den Läufen einer Doppelflinte zur Doppelröhre an einander gelagert seien, werden wir da doch in mehreren Punkten, etwa folgendermassen zu modificiren haben. Beide Röhren, oder richtiger Viertelkegel, öffneten sich ursprünglich nicht an der Spitze, sondern seitlich (Fenestrae narinae, hauptsächlich für die Aperturae nasales externae bestimmt), waren aber vorn durch die Cartilago cupularis blind abgeschlossen. Ventral waren sie von vornherein in grösster Länge unvollständig, eine jede durch eine lange für die Apertura nasalis interna bestimmte Fenestra basalis aufgeschlitzt. Nur in einem kleinen Gebiet zwischen beiden Oeffnungen bestand für jede der beiden Kapselhälften eine Zona anularis, d. h. dorsal, ventral, medial und lateral knorpelige Umwandung der Nasenhöhle, zu Stande kommend durch die Ausbildung einer Lamina transversalis anterior im Gebiete des primären Nasenbodens. Caudalwärts bildete sich jedenfalls sehr frühzeitig eine Hinterwand (Planum antorbitale) aus, und im Anschluss an diese noch ein kurzer Bodenabschnitt (Lamina transversalis posterior). Zwischen beiden Laminae transversales besitzen schon manche Amphibien eine Verbindungsleiste (Cartilago paraseptalis), die ursprünglich in Continuität mit dem ventralen Rande des Septums stand, in der Ascendenten- und nächsten Verwandtenreihe der Säuger (*Sphenodon*, Saurier) sich aber davon loslöste. Das Dach (Tectum) sowie die Seitenwand (Paries nasi) sind wohl frühzeitig vollständig gewesen und etwaige Fensterbildungen meist

als secundär zu betrachten. Als primäre Zugangsöffnungen zu der Nasenkapsel sind ausserdem noch die Fenestra olfactoria (s. unten) und ein Foramen orbitonasale zu nennen.

Das skizzirte Schema findet sich auch bei den Säugern wieder; die am meisten in die Augen fallenden Abweichungen bestehen wohl in der nicht seltenen Reduction der Lamina transversalis anterior und dem dadurch bedingten Zusammenfluss der Fenestra narina mit der Fenestra basalis, sowie in der Ausbildung der Lamina cribrosa, zu deren Betrachtung ich nunmehr übergehe.

4) Fenestra olfactoria, Fenestra cribrosa, Lamina cribrosa, Recessus supracribrosus. Trotz aller Aehnlichkeiten mit der Nasenkapsel der Reptilien und Amphibien ist die von *Echidna* doch schon typisch säugerartig, und zwar in einem sehr wichtigen Merkmal: dem Vorhandensein einer Lamina cribrosa. Schon in einer früheren Arbeit (1900) habe ich gezeigt, in welcher Weise die merkwürdige Bildung der Lamina cribrosa bei den Säugern entstanden zu denken ist. Die Besonderheit, die der Säugerschädel in dieser Gegend darbietet, liegt ja darin, dass der N. ophthalmicus, nachdem er die Orbita durchlaufen hat, aus dieser als N. ethmoidalis nicht unmittelbar in die Nasenhöhle tritt, wie das doch für die niederen Vertebraten typisch ist, sondern zunächst noch einmal in die Schädelhöhle, um dann erst durch die Lamina cribrosa in die Nasenhöhle einzudringen. Die Analyse dieser Gegend ist nicht ganz leicht; ich glaube aber, dass die Auffassung, die ich vor 8 Jahren begründet habe, das Richtige trifft. Der springende Punkt derselben, auf den es ankommt, ist der, dass die grosse Oeffnung am Dache der Nasenkapsel bei den Säugern, die durch die Bälkchen der Lamina cribrosa ausgefüllt wird, und die ich daher Fenestra cribrosa nannte, nicht identisch ist mit der Fenestra olfactoria, wie sie bei vielen niederen Vertebraten die Schädelhöhle mit dem Raum der Nasenkapsel in Verbindung setzt. Dabei wäre zu denken an Verhältnisse, wie sie sich etwa bei Selachiern, den meisten Amphibien und den Reptilien finden. (Bezüglich der vielen Besonderheiten, die diese Gegend im Uebrigen bei den verschiedenen Wirbelthieren zeigen kann, vergleiche meine Darstellung in HERTWIG's Handbuch der Entwickelungslehre.) Gehen wir wieder speciell von den Verhältnissen bei *Lacerta* aus, so finden wir hier die Fenestra olfactoria begrenzt von der Cartilago spheno-ethmoidalis (hinten und lateral) und von dem Hinterrand des Nasenkapseldaches (vorn). Was unterhalb der so bestimmten Ebene liegt, ist, wie der Vergleich mit Amphibien lehrt, schon als Raum der Nasenkapsel aufzufassen, und somit führt auch die Fissura orbitonasalis, die unterhalb der Cartilago spheno-ethmoidalis liegt, aus der Orbita in den Raum der Nasenkapsel. Bei *Sphenodon* ist das, den Abbildungen von SCHAUINSLAND zufolge, noch unmittelbarer in die Augen springend, da sich hier das Planum supraseptale in beträchtlicher Breite bis an die Fenestra olfactoria fortsetzt, und diese selbst nicht so gross ist wie bei *Lacerta* (vergl. Textfigg. 58 u. 59 auf p. 702). Ohne weiteres einleuchtend ist die erörterte Auffassung bei den Amphibien.

Vergleicht man nun mit den Verhältnissen bei den Reptilien die bei den Säugern, so leuchtet ein, dass (vergl. das *Echidna*-Primordialcranium, Taf. LXIX, Fig. 6 und Textfig. 31 auf p. 600) als Fenestra olfactoria das Gebiet zu bezeichnen ist, das begrenzt wird: hinten durch den Vorderrand der Lamina infracribrosa und durch eine Linie, die diesen Rand lateralwärts über die Radix anterior alae orbitalis bis zum Dorsalrand der letzteren fortsetzt; lateral durch den Dorsalrand der Ala und der Commissura spheno-ethmoidalis, vorn durch den Hinterrand des Tectum nasi. Alles, was ventral von dieser Ebene liegt, gehört, vergleichend-anatomisch betrachtet, bereits zur Nasenkapsel. Dies gilt somit auch von dem Recessus supracribrosus, d. h. dem oberhalb der Fenestra cribrosa gelegenen Raumgebiet. Die Besonderheit der Säuger liegt nun darin, dass dieses Raumgebiet von der Nasenkapsel abgetrennt und dem Schädelcavum zugeschlagen wird, und zwar dadurch, dass innerhalb der Fenestra cribrosa die Lamina cribrosa entsteht. Auf diese Weise erklärt sich dann das Verhalten des N. ethmoidalis. Bei Amphibien wie bei Am-

nioten tritt derselbe durch ein Foramen orbitonasale oder eine Fissura orbitonasalis aus der Orbita in den Raum der Nasenkapsel. Auch die Säuger machen davon keine Ausnahme. Hier aber wird das Gebiet der Nasenkapsel, in das der Nerv zunächst eintritt, das ist der Recessus supracribrosus, von der Nasenkapselhöhle abgetrennt und der Schädelhöhle zugetheilt, und so kommt es, dass der Nerv im ausgebildeten Schädel aus der Orbita zunächst in die Schädelhöhle, und erst von dieser aus in die Nasenhöhle gelangt.

6. Primordiales Visceralskelet.

Zu dem primordialen Visceralskelet rechne ich den MECKEL'schen Knorpel, aus dessen proximalem Gelenkende der Malleus hervorgeht, ferner den Incus, Stapes und das Hyobranchialskelet im engeren Sinne, also das Zungenbein, an dessen Aufbau die hyale und die erste branchiale Skeletspange und ein zu beiden gehöriger medianer, unpaarer Abschnitt (Copula) theilnehmen. Genetische Beziehungen des Hyobranchialskeletes zu dem knorpeligen äusseren Gehörgang habe ich auf dem mir vorliegenden Material nicht constatirt, und so habe ich die Entwickelung dieses Theiles nicht verfolgt.

MECKEL'scher Knorpel, Hammer, Amboss.

Gang der Entwickelung. Für das Studium der ersten Entwickelung des MECKEL'schen Knorpels, des Malleus und Incus ist das mir zur Verfügung stehende Material nicht voll ausreichend. Der Sprung von den Stadien 42 und 43 zu dem Stadium 44 ist ein beträchtlicher, und die Lückenhaftigkeit des Materials an dieser Stelle ist um so bedauerlicher, als gerade in den fehlenden Zwischenstadien — wenn überhaupt — sich das finden müsste, was FUCHS (1905, 1906) für das Kaninchen beschrieben und zu weitestgehenden Schlussfolgerungen verwerthet hat: die vom MECKEL'schen Knorpel unabhängige Anlage des gemeinsamen Hammer-Amboss-Chondroblastems. So viel lässt sich aus dem mir zur Verfügung stehenden Material aber mit Sicherheit feststellen, dass der MECKEL'sche Knorpel, der gesammte Hammer und der Amboss im Gebiete des Mandibularbogens entstehen. Die Hammeranlage verknorpelt gemeinschaftlich mit dem MECKEL'schen Knorpel als proximales Ende desselben, die Anlage des Ambosses wird erst später erkennbar.

Als erste Andeutung der Anlage des MECKEL'schen Knorpels erscheint auf den Stadien 42 und 43 in dem allgemeinen verdichteten Blastem, das den Mandibularbogen erfüllt, medial von dem N. mandibularis eine nur über wenige Schnitte sich erstreckende dichtere Zellansammlung, ohne scharfe Abgrenzung gegen die Umgebung. Sie schrittweise weiter zu verfolgen, war wegen Mangels der geeigneten Stadien unmöglich. An ihrer Stelle ist auf Stadium 44 bereits ein Knorpelstab von beträchtlicher Ausdehnung vorhanden, der proximal wie distal in dichte ungeformte Blastemmassen übergeht. Am unvollkommensten ist er noch an seinem distalen Ende: hier hört er auf, ohne den Knorpel der anderen Seite zu erreichen. Dagegen lässt sich feststellen, dass der Theil, der jetzt das proximale Ende bildet, bereits die knorpelige Vorstufe des Hammers ist, die sich freilich später noch vergrössert, aber jedenfalls von vornherein in Continuität mit dem MECKEL'schen Knorpel verknorpelt. Ihr schliesst sich denn auch bereits deutlich erkennbar die Anlage des Manubrium mallei an, in die der Verknorpelungsprocess auch schon vom Kopfbezirk des Hammers vordringt.

Von dem Stadium 44 an lässt sich das Fortschreiten der Verknorpelung gut verfolgen. Sie findet in distaler wie in proximaler Richtung statt. Durch das Wachsthum in distaler Richtung (das als ein Fortschreiten des Verknorpelungsprocesses innerhalb der allgemeinen verdichteten Blastemmasse ohne vorherige scharfe Abgrenzung einer zelligen Anlage erscheint) kommen die beiderseitigen Knorpel schliesslich vorn zur gegenseitigen engen Annäherung, und zwischen beiden erfolgt eine Vereinigung durch eine ziemlich lange Synchondrose, die sich zwischen den medialen, einander zugekehrten Seiten beider

Knorpelstäbe ausbildet (Stadium 46) und nur die vordersten Spitzen derselben frei lässt. Die weitere Knorpelbildung am proximalen Ende des MECKEL'schen Knorpels bewirkt eine beträchtliche Verbreiterung desselben in querer Richtung und damit die allmähliche Herausbildung der definitiven Form des Hammerkopfes, sowie die Ueberführung der Anlage des Manubrium mallei in Knorpel. Diese Anlage erscheint in bestimmter topographischer Beziehung zu dem tubotympanalen Raum, der durch Umbildung der ersten Schlundtasche entsteht. Letztere befindet sich auf dem frühesten Stadium (No. 40) noch in ihrem ursprünglichen Verhalten, d. h. sie buchtet sich lateralwärts bis zum Ektoderm im Gebiet der ersten äusseren Schlundfurche vor und lagert sich diesem innig an (ohne durchzubrechen). Aber dieser Zustand wird bald überwunden: die Schlundtasche zieht sich vom Ektoderm zurück und beginnt (Stadium 42) in rostraler Richtung vorzudringen, so dass sie nun eine Wand lateral-, die andere medialwärts kehrt. Man kann dann füglich von einer ersten Schlundtasche nicht mehr sprechen, sondern nur noch von dem tubotympanalen Raum. Genauer wurde das bei der Schilderung des Stadiums 42 behandelt (p. 549ff.). Es ist klar, dass, wenn einmal die erste Schlundtasche sich vom Ektoderm zurückgezogen hat, es bald nicht mehr möglich ist, die Gebiete des Mandibular- und Hyalboges gegen einander abzugrenzen, wie auch, dass die jeweilige Ausdehnung des sich entfaltenden tubotympanalen Raumes und damit die topographischen Beziehungen der umliegenden Organe zu ihm sich ändern. An der lateralen Wand nun des tubotympanalen Raumes entsteht das Manubrium mallei, und es stellt sich so die Frage, ob dasselbe dem Kiefer- oder dem Zungenbeinbogen angehört. Nach den bei Schilderung des Stadiums 44 genauer mitgetheilten Befunden (p. 563) bin ich zu dem Schlusse gekommen, dass das Manubrium auch noch im Gebiet des Kieferbogens liegt, wie die übrige Anlage des Hammers. Die Anlage des Manubriums ist auf Stadium 44 als ein Blastemstrang vorhanden, der sich an das proximale Ende des MECKEL'schen Knorpels anschliesst und aussen von der lateralen Wand des tubotympanalen Raumes in ventral-medialer Richtung herabsteigt. Eine selbständige Anlage des Manubriums wurde nicht beobachtet, auch seine Verknorpelung erfolgt, wie gesagt, vom proximalen Ende des MECKEL'schen Knorpels aus.

Von den Veränderungen, die sich an Stadium 48 (Modell Taf. LXXI) noch anschliessen, sind zuerst die zu erwähnen, die sich am vorderen Ende des MECKEL'schen Knorpels abspielen. Hier lassen sich auf Stadium 49 eine engere Anlagerung der Mandibula an den MECKEL'schen Knorpel — durch Fortschreiten der Ossification auf das Perichondrium — constatiren, und auf dem sich anschliessenden Stadium 51a in dem Gebiet der Synchondrose sowie vor und hinter derselben alle Ercheinungen des Zerfalles des Knorpels und seines Ersatzes durch spongiösen Knochen. Im Gebiet der Synchondrose wird so der laterale Randbezirk jeder Seite, der der ursprünglichen Ausdehnung des MECKEL'schen Knorpels entspricht, zerstört und durch Knochen ersetzt; indem sich der letztere auf das dorsale und das ventrale Perichondrium der Synchondrose etwas fortsetzt, wird die feste Verbindung zwischen dem Unterkiefer und der Knorpelplatte hergestellt, die es der letzteren ermöglicht, nunmehr eine Vereinigung der beiderseitigen Unterkiefer zu bilden. Der Darstellung von CH. WESTLING entsprechend besteht dieselbe in knorpeliger Form auch noch beim erwachsenen Thier. Vor ihr bildet sich (von Stadium 49 an) eine selbständige Verdichtung des median zwischen beiden MECKEL'schen Knorpeln gelegenen Bindegewebes, aus der (da die Knorpel in den Mandibulae eingeschlossen werden und hier zu Grunde gehen) eine intermandibulare Syndesmose hervorgeht. Auch diese findet sich auf der bildlichen Darstellung, die CH. WESTLING vom Unterkiefer der erwachsenen *Echidna* giebt, angegeben.

Somit nimmt der MECKEL'sche Knorpel in seinem vordersten Abschnitt Antheil an der Herstellung des Unterkiefers; es werden gewisse Abschnitte von ihm in den vorderen Theil desselben eingeschlossen, gehen hier zu Grunde und werden durch Knochen ersetzt. Von dem grössten Theil des MECKEL'schen

Knorpels kann wohl angenommen werden, dass er extramandibulär zerstört wird; wenigstens ist bisher über Persistenz ausgedehnterer Abschnitte im erwachsenen Zustand nichts bekannt, abgesehen von dem proximalen Gelenkende, das wie bei allen Säugern zum Haupttheil des Hammers wird.

Wie die Form dieses proximalen Endes des MECKEL'schen Knorpels (der knorpeligen Hammeranlage) sich weiter ausgestaltet, mag aus der Schilderung der einzelnen Stadien ersehen werden (p. 604, 633); hier bleibt noch zu bemerken, dass auch das älteste untersuchte Beuteljungenstadium (51 a) den Hammer noch knorpelig und in Homocontinuität mit dem MECKEL'schen Knorpel zeigt, der zum grössten Theil noch erhalten ist (s. oben). In welcher Weise die weitere Zerstörung des letzteren und damit die Loslösung des proximalen Endes (als Hammer) erfolgt, ist bisher nicht beobachtet. Zum Theil mag die Zerstörung wohl von dem oben geschilderten ersten Zerfallsherde (hinter der Synchondrose) weiter fortschreiten, doch mag sie auch an anderen Orten selbständig einsetzen. Sicher kann das gesagt werden von der Gegend, die dicht vor der Hammeranlage liegt. Hier zeigt sich schon auf Stadium 49 ein interessantes Verhalten: das Goniale, das bis dahin durchaus den Charakter eines Deckknochens bewahrt hatte, ging nun mit seinem hinteren Ende in eine dem MECKEL'schen Knorpel dicht vor dem proximalen Gelenkstück eng anliègende (perichondrale) Knochenlamelle über. Ein Stadium, in dem dieselbe neben dem Goniale selbständig vorhanden gewesen wäre, wurde nicht beobachtet, doch ergab sich aus Serie No. 49 der Eindruck, dass ihr doch eine gewisse Selbständigkeit zukommt, und sie nur sehr frühzeitig mit dem als Deckknochen entstandenen Goniale verschmilzt. Diese perichondrale Knochenlamelle dehnt sich dann am MECKEL'schen Knorpel weiter aus und greift in Stadium 51 a schon etwas caudalwärts auf das proximale verbreiterte Ende des letzteren über, zugleich beginnt der MECKEL'sche Knorpel unter ihr zu zerfallen. Es hat somit den Anschein, dass von ihr aus überhaupt die weitere Ossification des Hammers erfolgt. Doch kann bei dem Fehlen der späteren Stadien das Auftreten noch anderer Ossificationscentra nicht ausgeschlossen werden. Jedenfalls aber ist der Hammer bei *Echidna* wie bei allen Säugern ein Mischknochen, bestehend aus einer Ersatzknochen-Componente, die an Stelle des proximalen Endstückes des MECKEL'schen Knorpels tritt, und einer Deckknochen-Componente, dem Goniale, das den Processus anterior s. Folii bildet.

Ueber die Verbindung des Hammers mit dem Amboss siehe bei letzterem.

Der Einschluss des Manubrium mallei in das Trommelfell sei nur mit wenigen Worten berührt; genauer verfolgt habe ich die Entwickelung der Paukenhöhle, des äusseren Gehörganges und des Trommelfelles nicht. Wie schon gesagt, bildet sich das Manubrium an der lateralen Wand des tubotympanalen Raumes, und ist hier auf Stadium 44 deutlich erkennbar. Zugleich aber zeigt sich jetzt auch schon die Anlage des äusseren Gehörganges. Von welcher Stelle der äusseren ersten Schlundfurche und wie diese Anlage entsteht, vermochte ich an dem vorliegenden Material nicht festzustellen, und so hebe ich nur hervor, dass ihre Abgangsstelle von der äusseren Kopfoberfläche jedenfalls sehr tief ventral liegt, und dass ich ferner auch den Eindruck gewonnen habe, dass der äussere Gehörgang ein selbständig wachsendes Gebilde ist, wie das HAMMAR (1902) in seiner vortrefflichen Darstellung für den Menschen besonders betont hat. Ob er aber bei *Echidna* von vornherein ein hohles oder ein solides Gebilde darstellt, vermag ich nicht ganz sicher zu sagen, doch ist mir das letztere wahrscheinlicher. Auf den etwas älteren Stadien erscheint er jedenfalls immer solide, selbst das Stadium 51 a lässt noch keine Spaltbildung in ihm erkennen. Vom Stadium 46 an zeigt sich sein mediales Ende besonders verbreitert und complicirt gestaltet, und in der Folge dehnt sich dann diese Endplatte oder Gehörgangplatte (Lamina epithelialis meatus), wie HAMMAR sie nennt, an der lateral-ventralen Wand der Paukenhöhle weiter aus; die Substanzschicht, die zwischen der letzteren und der Gehörgangplatte liegt und das Manubrium mallei einschliesst, wird dabei zu einer dünnen Bindegewebslamelle, der Membrana propria des Trommelfelles, abgeplattet. Von den Umwandlungen, die der tubotympanale Raum erleidet, und deren Verfolgung eine besondere Untersuchung erfordern würde, erwähne ich hier nur, dass von Stadium 45 ab die ursprüngliche weite Communication mit der Schlundhöhle (der Anfangstheil der 1. Schlundtasche) immer mehr verkleinert wird, und sich damit die Tuba von dem Cavum tympani sondert. Zwischen der lateral-ventralen Wand des letzteren und dem äusseren Gehörgang bildet

sich das Trommelfell (s. oben), das den Hammerhandgriff einschliesst, und an dessen vorderem Umfang das Os tympanicum auftritt (s. dieses).

Amboss. Die Stadien 44 und 45a, die den MECKEL'schen Knorpel schon in guter Ausbildung zeigen, lassen vom Amboss noch nichts Sicheres erkennen; zwischen dem proximalen Ende des MECKEL-schen Knorpels und der Crista parotica der Ohrkapsel liegt hier eine nicht sehr dicke Masse stark verdichteten (dem Mandibularbogen angehörigen) Blastemes ohne scharfe Abgrenzung. Erst das Stadium 45 zeigt in dem letzteren eine deutlich begrenzte knorpelige Skeletanlage, die des Ambosses. Sie liegt am dorsal-medialen Umfang des proximalen Endes des MECKEL'schen Knorpels, zwischen diesem und der Crista parotica (Taf. LXXI, Fig. 13—15; Taf. LXXII, Fig. 20). Von vornherein besitzt sie nur eine geringe Ausdehnung, und auch auf dem ältesten Beuteljungenstadium (51a) bildet sie nur eine dünne Knorpelplatte von etwa dreieckiger Gestalt, wie sie ja auch der erwachsene verknöcherte Amboss zeigt. Sie bleibt also immer auf einem in formaler Hinsicht sehr einfachen Zustand stehen. Wie und wann ihre Verknöcherung erfolgt, ist bisher nicht beobachtet; auch das älteste Beuteljungenstadium (51a) zeigte sie noch ganz knorpelig.

Der Amboss tritt mit mehreren anderen primordialen Skeletttheilen in Verbindung: dem Hammer, dem Stapes und der Crista parotica der Ohrkapsel. Von vornherein entsteht er in engster Nachbarschaft des proximalen Endes des MECKEL'schen Knorpels, an dem dorsal-medialen Umfang desselben; mit der weiteren formalen Ausgestaltung dieses Knorpeltheiles zu dem dicken Kopf des Malleus wird auch die Lage der Ambossplatte mehr eine horizontale, d. h. sie lagert sich wesentlich an den dorsalen Umfang des Hammerkopfes (Textfig. 44 auf p. 628). Zur Ausbildung eines wirklichen Gelenkes zwischen Hammer und Amboss kommt es, den Angaben von DENKER (1901) zufolge, auch beim erwachsenen Thiere nicht, vielmehr bleiben auch hier beide Skeletstücke durch eine dünne Bindegewebsschicht unter einander verbunden. Ein anderes Skeletstück, mit dem der Amboss in Verbindung tritt, ist der Stapes. Schon auf Stadium 44, auf dem die Ambossanlage noch nicht aus dem gleichmässig dichten Blastem herausdifferenzirt ist, geht das laterale Ende der in Verknorpelung begriffenen Stapesanlage in jenes Blastem über, und nach der Verknorpelung des Ambosses geht daraus die Verbindung beider Skeletstücke hervor. Der Theil des Ambosses, an den sich der Stapesstiel anlegt, ist die hintere, nur wenig abgesetzte Ecke des ersteren. Auch die incudo-stapediale Verbindung besass auf Stadium 51a noch den Charakter einer Syndesmose zwischen den beiden noch knorpeligen Skeletstücken. Wie DENKER (1901) festgestellt hat, behält die Verbindung jenen Charakter auch nach der Verknöcherung der beiden Elemente, im ausgebildeten Zustand, bei. Endlich tritt der Amboss noch in Verbindung mit der Crista parotica der Ohrkapsel. Auch diese Verbindung ergiebt sich aus der Topographie der ersten Anlage, welch' letztere gerade in dem engen Gebiet zwischen dem proximalen Ende des MECKEL'schen Knorpels und der Unterfläche der Crista parotica auftritt, und somit zwischen diese beiden Gebilde gewissermaassen eingeklemmt wird. Genauer angegeben, ist es das vordere Ende der Crista, gegen das sich die Dorsalfläche des Ambosses mit ihrer lateralen Randpartie legt; die Verbindung wird durch Bindegewebe hergestellt.

Allgemeine Bemerkungen. Dem Gesagten zufolge entstehen auch bei *Echidna* der Hammer und der Amboss im Gebiete des Mandibularbogens, wie das ja, wenigstens für die Haupttheile der beiden Skeletstücke, jetzt wohl allgemein anerkannt ist. Eine Differenz besteht bekanntlich für das Manubrium mallei, das nach HAMMAR (1902) beim Menschen und nach FUCHS (1906) beim Kaninchen seine Entstehung aus dem Zungenbeinbogen nehmen soll. Ich kenne die Verhältnisse bei den genannten Formen nicht und kann daher nicht beurtheilen, wie weit jene Schlussfolgerung der genannten Autoren richtig ist. Soweit die wenigen *Echidna*-Serien ein Urtheil erlauben, entscheide ich mich für die Zugehörigkeit auch des

Manubriums zum Mandibularbogen. Die gleiche Ansicht und damit die genetische Zusammengehörigkeit des Manubriums mit dem übrigen Theil des Hammers vertreten sonst wohl so ziemlich alle Autoren, speciell möchte ich hervorheben, dass auch aus DRÜNER's genauen Feststellungen bei der Maus (1904) die Zugehörigkeit des Manubrium mallei zum Kieferbogen folgt.

DRÜNER giebt eine Ansicht des tubotympanalen Raumes nach einem Modell und markirt durch eine punktirte Linie auf der lateralen Wand desselben die ursprüngliche Lage der ersten Schlundtasche und damit die Grenze des Mandibular- und Hyalbogens. Als Anlagerung des Manubriums an jene Wand bestimmt er dann die cranial von der Linie gelegene zweite Facette, die somit im Gebiet des Mandibularbogens liegt. FUCHS hat die DRÜNER'schen Untersuchungen für das Kaninchen wiederholt, auch er hat ein gleiches Modell hergestellt, erklärt aber als Anlagerungsstelle des Manubrium mallei an die laterale Paukenhöhlenwand die dritte Facette dieser Wand, die hinter der oben erwähnten Grenzlinie, also im Gebiet des Zungenbeinbogens liegt. Um hier zu entscheiden, was richtig ist, müssten natürlich die Dinge an den gleichen Objecten nachuntersucht werden; dass bei der Maus das Manubrium eine mandibulare, beim Kaninchen aber eine hyale Bildung, in beiden Fällen also etwas Verschiedenes sei, wird man wohl nicht annehmen wollen. Es muss verwundern, dass FUCHS, der die DRÜNER'sche Angabe kennt und auch citirt (1906, p. 6), sich das nicht auch gesagt hat. Als einzige Schlussfolgerung heisst es bei ihm: „Da ich mir nicht gut denken kann, dass ein so genauer Beobachter wie DRÜNER sich in einem solchen Punkte sollte getäuscht haben, so bleibt nichts anderes übrig als die Annahme, dass das Manubrium mallei sich in der That bei der einen Species anderenorts an den tubotympanalen Raum anlehnt als bei der anderen, und dass damit die Stellen der beiden Trommelfelltaschen wechseln können." Eine wichtigere Consequenz ist es meines Erachtens, dass, wenn beide Angaben richtig sind, das Manubrium in beiden Fällen eine verschiedene Bildung darstellen würde. Und wenn FUCHS diese Consequenz gezogen hätte, so würde er doch vielleicht in seinen weiteren Speculationen etwas vorsichtiger gewesen sein und nicht mit so sicherer Bestimmtheit das Manubrium mallei dem Insertionstheil der Extracolumella bei den Sauropsiden und damit einem ganz zweifellos dem Zungenbeinbogen entstammenden Skeletstück homologisirt haben. Das Fundament, auf dem sich diese Hypothese aufbaut, halte ich einstweilen für ganz unsicher.

Gegenüber der seit REICHERT von der weit überwiegenden Mehrheit der Forscher vertretenen Anschauung, dass der Hammer aus dem proximalen Ende des MECKEL'schen Knorpels hervorgehe und demnach in seiner primordialen Grundlage mit dem Gelenkende des MECKEL'schen Knorpels der niederen Wirbelthiere (aus dem das Articulare hervorgeht) zu homologisiren sei, hat DRÜNER (1904) die Ansicht aufgestellt, dass die gemeinsame ontogenetische Anlage des Hammers und des MECKEL'schen Knorpels als eine „cänogenetische Vereinigung" aufzufassen sei, und dass beide Gebilde, Hammer und MECKEL'scher Knorpel, thatsächlich nichts mit einander zu thun haben, somit auch die Homologisirung des Malleus mit dem Articulare falsch sei. FUCHS (1905, 1906), der sich den DRÜNER'schen Standpunkt zu eigen macht, giebt sogar an, dass beim Kaninchen die chondroblastematösen Anlagen des MECKEL'schen Knorpels und des Hammers getrennt von einander, letztere aber mit der des Ambosses vereinigt auftreten. Diese Angabe wird zunächst an dem gleichen Material und an weiteren Formen zu prüfen sein, ehe es möglich ist, sie in ihrer Bedeutung zu discutiren. Diese Bedeutung braucht noch durchaus nicht in der Richtung zu liegen, wo FUCHS sie sucht. Darauf einzugehen, ist hier nicht der Ort. Ich meinerseits kenne bisher nicht ein einziges Moment, das mich veranlassen könnte, in dem Hammer etwas anderes zu sehen als das Gelenkende des MECKEL'schen Knorpels der niederen Vertebraten.

Vom Amboss, den ich dementsprechend als Quadratum auffasse, ist bei *Echidna* hervorhebenswerth das späte Auftreten, die platte Form, geringe Grösse und syndesmotische Verbindung mit dem Stapes und dem Malleus. Alle diese Momente sind als Zeichen weit gehender Reduction aufzufassen. Dass sie sich gerade bei *Echidna* finden, mag befremden, aber die Ausbildung der Sinnesorgane und der in ihrem Dienst stehenden Theile geht ja am allerwenigsten parallel der allgemeinen phylogenetischen Entwickelung, bietet vielmehr die meisten von der speciellen Lebensweise abhängigen Besonderheiten dar.

Stapes.

Gang der Entwickelung. Die erste Anlage des Stapes wird schon sehr frühzeitig sichtbar (Stadium 42), zu einer Zeit, wo der Meckel'sche Knorpel, der Hammer und der Amboss sich noch nicht aus dem allgemeinen Blastem des Mandibularbogens herausdifferenzirt haben, und wo auch in der Umgebung der Ohrblase zwar verdichtetes Blastem vorhanden, aber noch nicht so abgrenzbar ist, dass man berechtigt wäre, schon von der Anlage der Ohrkapsel zu sprechen. Dagegen fällt das Sichtbarwerden der Stapesanlage zeitlich zusammen mit dem der Anlagen des hyobranchialen Skeletcomplexes.

Die Stapesanlage tritt in der verdichteten Gewebsmasse auf, die sich in Stadium 42 am lateralen Umfang des Pars inferior labyrinthi befindet. Hier erscheint sie dicht an dem medialen Umfang des horizontal von vorn nach hinten ziehenden Anfangsstückes des N. facialis als rundlicher Zellhaufen, der sich durch die concentrische Anordnung seiner Elemente von der Umgebung abhebt. Mit der jetzt deutlich erkennbaren Anlage der hyalinen Skeletspange steht sie in keiner directen Verbindung. So scheint es, wenn man bloss das Schnittbild reden lässt, als ob sie mit der Anlage der Ohrkapsel zusammengehört. Wie aber im ersten Theil schon gesagt wurde, ist es sehr möglich, dass das Blastem, in dem sie auftritt, dem Zungenbeinbogen entstammt. Auf Stadium 42, wo die Stapesanlage zum ersten Mal deutlich sichtbar wird, lässt sich das allein freilich mit Sicherheit nicht feststellen, da hier schon Wachsthumsverschiebungen stattgefunden haben, und die erste Schlundtasche sich sehr bedeutend umgestaltet hat. Dagegen wird jene Auffassung durch die Thatsache nahe gelegt, dass auf dem jüngeren Stadium 40 die Ohrblase unmittelbar an der Wurzel des Hyalbogens liegt, und das Blastem aus dem letzteren sich an den lateralen Umfang jener fortsetzt.

Schon das Stadium 44 lässt im Innern der Stapesanlage eine leichte Aufhellung als erste Andeutung der Verknorpelung erkennen. Der Verknorpelungsprocess schreitet dann fort, und zugleich gewinnt das Skeletstück bestimmtere Form. Diese ist zunächst die einer kurzen Keule mit verdicktem medial-dorsalen und verjüngtem lateral-ventralen Ende. Das verdickte Ende wächst von aussen gegen das periotische Blastem am lateral-ventralen Umfang der Ohrkapel, das zu der Zeit, wo der Stapes verknorpelt, noch ganz unverknorpelt ist. (Die Verknorpelung des Stapes geht also der des periotischen Blastems in dieser Gegend voraus.) Bei der Verknorpelung der Pars inferior der Ohrkapsel bleibt dann die Partie des periotischen Blastems, gegen die der Stapes andrängt, unverknorpelt und wandelt sich zu einer bindegewebigen Verschlussmembran der so entstehenden Fenestra vestibuli der Ohrkapsel um. Diese Verschlussmembran überzieht das Stapesköpfchen und wird durch dasselbe gegen den (den Sacculus bergenden) Ohrkapselraum vorgewölbt. Später (Stadium 51 a) ändert sich die Form des Stapesköpfchens etwas, dadurch, dass sich an seinem in die Fenestra vestibuli eingelassenen Rande neuer Knorpel apponirt. Das frühere Köpfchen wird dadurch zu einer Scheibe umgewandelt. Ob dieser neu hinzukommende Knorpel auch auf die ursprüngliche Stapesanlage oder auf das periotische Gewebe zurückzuführen ist, liess sich nicht entscheiden. — Das ventral-laterale Ende der Stapesanlage erlangt eine Verbindung mit dem Amboss. Diese Verbindung ist schon frühzeitig vorgebildet, indem schon auf dem Blastemstadium das Blastem, in dem der Stapes auftritt, ventral vom Facialis und dorsal von dem tubotympanalen Raum in die Blastemmassen des Mandibularbogens übergeht. Im obersten Gebiet der letzteren, die sich bis an das periotische Blastem (Anlage der Crista parotica) emporschieben, tritt (Stadium 45) der Knorpelherd des Ambosses auf, der anfangs von dem Stapes weit entfernt ist, bald aber (Stadium 46) in Folge der Vergrösserung beider Gebilde in innige Berührung mit ihm gelangt, so dass zeitweise eine Grenze zwischen beiden nicht festzustellen war. Später wird eine solche wieder deutlich. (Wie weit die Schnittrichtung bei jenem negativen Befund mit in Frage

kam, bleibe dahingestellt.) Die definitive Verbindung zwischen den beiden Gehörknöchelchen ist eine Syndesmose. — Ueber die Verknöcherung des Stapes vermag ich nichts anzugeben.

Allgemeine Bemerkungen. Die brennende Frage, von welchen sonstigen Skelettheilen der Stapes herzuleiten ist, ist kürzlich (1905) von FUCHS auf Grund der ontogenetischen Befunde beim Kaninchen mit grosser Bestimmtheit dahin beantwortet worden, dass das fragliche Skeletstück genetisch von der Labyrinthkapsel herzuleiten, als ein abgelöster Theil derselben zu betrachten sei. Die thatsächlichen Befunde, auf die sich dieses Urtheil stützt, sind dieselben, die auch ich bei *Echidna* machen konnte: das Auftreten der Stapesanlage in einem Blastem, das medialwärts bis an die Ohrblase reicht, und der Mangel eines directen Zusammenhanges der Stapesanlage mit der Anlage der hyalen Skeletspange. Aber doch scheint es mir geboten, bei der Beurtheilung dieser Befunde recht vorsichtig zu sein, speciell jenes oben angeführte Verdict, dass der Stapes genetisch von der Ohrkapsel abzuleiten sei, vermag ich einstweilen als genügend begründet nicht anzuerkennen. Mir scheint, dass es vor allen Dingen darauf ankommen wird, die Natur des Blastems festzustellen, in dem die Stapesanlage auftritt. Wenn dieses Blastem beim Auftreten der Stapesanlage mit dem, aus dem die Ohrkapsel hervorgeht, eine einheitliche Masse bildet, so darf das noch nicht dazu verleiten, die Gesammtmasse kurzweg als Ohrkapselanlage zu bezeichnen. Denn, wie schon im ersten Theil betont wurde, lässt jenes Blastem sicherlich auch noch die bindegewebige Wand des häutigen Labyrinthes sowie perilymphatisches Gewebe entstehen, es ist ferner zu der Zeit, wo die Stapesanlage in ihm sichtbar wird, gegen die Umgebung noch durchaus nicht scharf abzugrenzen und an vielen Stellen zweifellos wesentlich ausgedehnter, als die spätere Ohrkapselwand. Es enthält somit ausser der Anlage der Ohrkapselwand noch andere Anlagen verschiedener Art in undifferenzirtem Zustand neben einander, ohne dass man deshalb berechtigt wäre, die verschiedenen Producte, die es entstehen lässt, genetisch „von der Ohrkapsel“ abzuleiten.

Der Gedanke, dass in der einheitlich erscheinenden Blastemmasse am lateralen Ohrblasenumfang auch der obere Abschnitt des dem Zungenbeinbogen zuzurechnenden Materials enthalten sei, wird durch die Befunde auf dem jüngeren Stadium, wo die Ohrblase unmittelbar über der Wurzel des genannten Bogens liegt, zum mindesten sehr nahe gelegt. Um eine Beziehung des Zungenbeinbogens zu der Stapesanlage völlig auszuschliessen, wie FUCHS es thut, wird es also nöthig sein, die Umwandlungen des Zungenbeinbogens und seiner Blastemmassen von jüngeren Stadien an zu verfolgen; das Stadium, wo die hyomandibulare Schlundtasche sich schon vom Ektoderm zurückgezogen und selbständig in rostraler Richtung ausgedehnt hat, ist nicht mehr geeignet, über die Zugehörigkeit der in Betracht kommenden Blastemmassen zu entscheiden. Den Versuch, das Schicksal der verschiedenen Blastemmassen von jüngsten Stadien an zu verfolgen, hat bekanntlich J. BROMAN (1899) gemacht: er führte (beim Menschen) zu dem Ergebniss, dass die Stapesanlage in einem Blastem auftritt, das dem Zungenbeinbogen zuzurechnen ist. Diese Angaben werden unbefangen zu prüfen sein — an dem mir vorliegenden *Echidna*-Material war mir das nicht möglich.

Das Urtheil von FUCHS über die Arbeit von BROMAN lautet ausserordentlich geringschätzig, — wie mir scheint, nicht mit Recht. Gewiss ist es nicht zu billigen, dass BROMAN die einzelnen Blasteme schon mit den Namen von Skelettheilen belegt, die später in ihnen auftreten — eine unzweckmässige Benennung des Ganzen nach einem Theil, die übrigens FUCHS auch anwendet, wenn er das Blastem, in dem die Stapesanlage auftritt, als Theil der „Anlage der periotischen Kapsel“ bezeichnet —, und auch sonst hat BROMAN nicht genügend beachtet, dass nicht jedes verdichtete Blastem eine Skeletanlage darstellt, aber sein Unternehmen, die Zusammengehörigkeit der einzelnen Blastemmassen an der Hand jüngster Stadien festzustellen und von da an schrittweise die Schicksale dieser Massen zu verfolgen, ist doch gewiss sehr berechtigt und anerkennenswerth. Und dass seine Schlussfolgerung, dass der Stapes in einem zum Zungenbeinbogen gehörigen Blastem auftritt, gänzlich falsch und durch die Arbeit von FUCHS ad absurdum geführt sei, davon habe ich mich aus

der letzteren nicht überzeugen können. Eine erneute Prüfung der Frage halte ich für sehr nothwendig. Auf die sonstige Literatur einzugehen, kann hier nicht in meiner Absicht liegen, ich verweise in dieser Hinsicht auf meinen Aufsatz von 1899 über den schallleitenden Apparat, ferner auf meine Darstellung in HERTWIG's Handbuch der Entwickelungslehre und endlich auf die Arbeiten von FUCHS (1905, 1906).

Die Stapesfrage ist ein Problem der vergleichenden Morphologie und kann somit nur auf dem Boden eines ausgedehnten vergleichenden Materials gelöst werden. Als Kernpunkt des Problems betrachte ich die Frage: ist der Stapes oder überhaupt das schallleitende Element der terrestrischen Wirbelthiere in seiner ursprünglichen Form auf ein bei den Fischen bereits vorhandenes Skeletstück zurückzuführen oder ganz neu entstanden? Und daran würde sich die weitere anschliessen: gehört der Stapes zur Ohrkapsel oder zum Zungenbeinbogen? Bezüglich der ersten Frage drückt das Schlusswort meines Aufsatzes von 1899: „Und in letzter Instanz wird dann auch der Vergleich des Stapes mit der Hyomandibula der Fische noch nicht ohne weiteres als unmöglich gelten dürfen" auch jetzt noch die Anschauung aus, die mir die am meisten annehmbare zu sein scheint. Zieht man die Function des schallleitenden Skeletstückes in Betracht, so ist es sicherlich als das Nächstliegende anzunehmen, dass jenes Skeletstück auf ein schon früher ausserhalb der Ohrkapsel gelegenes Element des Kopfskeletes zurückzuführen sei. Die Befunde bei manchen Urodelen, wo die Columella auris sich mit ihrem Stielende an das Palatoquadratum anlegt, weisen darauf hin, dass das hypothetische Skeletelement zwischen der Ohrkapsel und dem Palatoquadratum gelegen habe und hier gesucht werden müsse. Da aber bietet sich die Hyomandibula als nahe liegendes Vergleichsobject dar. „Man könnte sich vorstellen, dass ein wie die Hyomandibula angeordnetes Skeletstück bei einem terrestrischen Wirbelthier Erschütterungen des Bodens, dem das Thier mit dem Mundhöhlenboden aufliegt, vom Quadratum aus aufnahm und weiter zur Ohrkapsel leitete und dadurch den Anstoss gab zur Entstehung einer Fenestrirung der Ohrkapsel an der Anlagerungsstelle (Fenestra vestibuli)." (GAUPP, 1905b, p. 605.) Der innige ontogenetische Zusammenhang, den die Columella auris der Amphibien mit der Ohrkapsel zeigt, und das Fehlen eines primären Zusammenhanges mit der hyalen Skeletspange muss diese Vorstellung freilich als sehr zweifelhaft erscheinen lassen und zu dem Schluss führen, dass die Columella der Amphibien labyrinthären Ursprunges ist. Indessen wird es doch, um die obige Hypothese auf ihre Richtigkeit zu prüfen, vor allem nöthig sein, die Hyomandibula der Fische in ihrer Genese und ihren Wandlungen genauer zu studiren, als das bisher geschehen ist. Zur Zeit bestehen über dieselbe und über ihr Verhältniss zu der hyalen Skeletspange bekanntlich noch tiefgreifende Widersprüche, hat man doch auf Grund der Ontogenese in dem Zungenbeinbogen zwei Bogen sehen wollen und z. B. bei den Rochen die Hyomandibula dem vorderen, die übrige hyale Skeletspange aber dem hinteren Bogen zugerechnet. Solange hierüber keine Klarheit herrscht, solange noch nicht einmal sicher ist, wie sich die zum Zungenbeinbogen gerechneten Skeletstücke bei Haien und Rochen zu einander verhalten, solange endlich das als Hyomandibula gedeutete Skeletstück von *Ceratodus* noch nicht genauer bekannt ist, wird man die Stapes- resp. Columella-Frage noch nicht als erledigt betrachten dürfen. Erst wenn bei gewissenhafter Untersuchung der Vergleich der Columella mit der Hyomandibula sich als unmöglich herausstellt, mag man suchen, sich darüber Rechenschaft abzulegen, wie wohl von der geschlossenen Ohrkapsel aus die Columella als Neubildung entstanden sein könne.

Bezüglich der angeführten Controversen über die Hyomandibula verweise ich auf meinen Aufsatz von 1905 (1905d, p. 842ff., 871ff.) und füge hier nur noch hinzu, dass bekanntlich GEGENBAUR die hyobranchialen Skeletbogen überhaupt als ursprünglich in Connex mit dem neuralen Cranium stehend auffasste.

Zungenbein.

Gang der Entwickelung. Die Anlagen des hyobranchialen Skeletcomplexes werden zuerst auf Stadium 42 sichtbar. Hier sind in der schon von GOEPPERT geschilderten Weise die Anlagen der hyalen und dreier branchialen Spangen jederseits, aus dicht an einander gedrängten Zellen bestehend, erkennbar. Aus den beiden hinteren derselben (Branchialia II und III) geht weiterhin die Cartilago thyreoidea hervor, die von GOEPPERT eingehend behandelt worden ist und uns hier nicht weiter zu beschäftigen hat. Die beiderseitigen Hyalia und Branchialia I bilden dagegen das Zungenbein (Os hyoides). Auf dem Stadium der ersten Zellverdichtung (42) gehen sowohl die hyalen wie die ersten branchialen Spangen in eine quer gelagerte mediane Brücke (Copula) über, die aber aus lockerer gestellten Zellen besteht als die Seitentheile (Textfig. 6, p. 552). Demnach dürfte in den letzteren die Zellverdichtung ihren Anfang genommen haben. Auf diesem jüngsten Stadium sind noch vier Paare von Visceralspalten vorhanden; zwischen den drei ersten dieser Spalten auf jeder Seite liegen die geschilderte hyale und die erste branchiale Spange. Auf

Stadium 44 hat die Form des hyoidealen Complexes sich wesentlich verändert, und ausserdem sind mehrere Abschnitte desselben verknorpelt. Aus der queren medialen Verbindungsbrücke zwischen den beiderseitigen Bogen ist das Corpus des Zungenbeins hervorgegangen, das jetzt bereits verknorpelt und gegen die seitlichen Spangen deutlich abgesetzt ist. Letztere können somit jetzt schon als Hörner (Cornu hyale und Cornu branchiale I jederseits) bezeichnet werden. Eine wichtige Weiterbildung hat das Cornu hyale durchgemacht. Während dasselbe früher eine schlanke quer gelagerte Blastemspange darstellte, die nur an ihrem lateralen Ende sich etwas dorsalwärts krümmte, stellt sie jetzt einen theilweise verknorpelten Stab dar, der mehrere Krümmungen zeigt und durch diese in drei Abschnitte, einen unteren aufsteigenden, einen mittleren horizontalen und einen oberen aufsteigenden, zerlegt wird. Der untere Abschnitt stösst nicht mehr von der Seite, sondern von vorn her an das Corpus an; er ist, ebenso wie die sich ihm anschliessende Hälfte des mittleren Abschnittes, noch unverknorpelt, während der Rest der Spange verknorpelt ist. Die Verknorpelung des Hyale beginnt also selbständig in dem oberen Abschnitt. Die Stadien 45 und 45a lassen dann auch in dem untersten Abschnitt des Cornu hyale einen selbständigen Knorpelherd erkennen, und auf Stadium 46 ist die ganze Spange einheitlich knorpelig (Reichert'scher Knorpel). Zugleich aber hat sie sich, während sie bisher mit freiem oberen Ende aufhörte, jetzt mit dem hinteren Ende der Crista parotica in Verbindung gesetzt. In welcher Weise das erfolgte, konnte nicht festgestellt werden, da zwischen den Stadien 45 und 46 eine grössere Lücke besteht. Ich vermag somit leider nicht anzugeben, ob auch bei *Echidna*, wie es für andere Säuger beschrieben wird, jene Verbindung durch ein selbständig verknorpelndes Stück (Intercalare oder Laterohyale Autt.) zu Stande kommt. Was die Verhältnisse am ventralen Ende des hyalen Hornes anlangt, so geht dasselbe auch nach der Verknorpelung noch continuirlich in das Corpus des Zungenbeins über, doch bleibt eine schmale Grenzzone in der Verknorpelung zurück, und wenn sie auch den Charakter von wirklichem Knorpel annimmt, so bleibt die Menge der Grundsubstanz doch gering und demnach die Lagerung der Zellen dichter als in den verbundenen Skelettheilen. Die Continuitätstrennung (Herstellung einer discontinuirlichen, gelenkigen Verbindung), wie sie sich im erwachsenen Zustand zeigt, muss sehr spät erfolgen.

Abgesehen von der vollständigen homocontinuirlichen Verschmelzung mit der Crista parotica erlangt das Corun hyale noch andere Beziehungen zur Ohrkapsel, an deren caudal-lateralem Umfang es aufsteigt. Es kommt dem letzteren hinter der Fenestra vestibuli sehr nahe und wird hier an zwei Stellen, einer oberen und einer unteren, durch Bindegewebe fest mit der Ohrkapsel verlöthet. Die untere Verbindung entsteht zuerst, die zweite, obere, nachträglich. Zwischen den beiden Vereinigungsstellen wird das hyale Horn von der Ohrkapsel durch eine Spalte getrennt, die selbst auf Stadium 51a noch sehr eng und von Bindegewebe ausgefüllt ist (Textfigg. 40, 41, p. 626). Am erwachsenen Schädel, wo der obere Theil des hyalen Hornes verknöchert und an den zwei Anlagerungsstellen innig mit dem Petrosum verschmolzen ist, erscheint jene Spalte ziemlich beträchtlich und enthält nach Denker den Aquaeductus cochleae. Denker bezeichnet sie zusammen mit dem Foramen jugulare als Canalis craniotympanalis (s. p. 645).

Der oberste Abschnitt des hyalen Hornes (oberhalb der Berührungsstelle mit der Ohrkapsel) begrenzt die hintere Ausgangsöffnung des unter der Crista parotica gelegenen Raumes (Sulcus facialis) von ventral her; jene Ausgangsöffnung, durch die der N. facialis und die V. capitis lateralis nach hinten treten, ist das Foramen stylomastoideum primitivum, das auch am erwachsenen Schädel noch in der gleichen Form besteht, wenn auch hier die es begrenzenden Skelettheile alle verknöchert sind. Der übrige freie Theil des hyalen Hornes gliedert sich in drei Segmente. Wann und wie das geschieht, konnte nicht direct beobachtet werden, nur so viel geht aus den Befunden an den Beuteljungenstadien hervor, dass diese Segmentirung spät erfolgt und innerhalb eines vorher homocontinuirlichen Knorpelstabes auftritt. Auch

über die Verknöcherung vermag ich nichts anzugeben, und so kann auch nicht gesagt werden, ob das obere Ende der hyalen Skeletspange, das im ausgebildeten Schädel als Theil des Petrosums erscheint, mit diesem zusammen oder selbständig verknöcherte. Daher möchte ich den von v. KAMPEN gebrauchten Namen Tympanohyale für jenen Theil vermeiden.

Sehr viel einfacher gestaltet sich das Schicksal des Cornu branchiale I des Zungenbeins, das auf Stadium 42 ebenfalls als quergelagerte Blastemspange erkennbar war. Es verknorpelt selbständig (Stadium 44) und setzt sich dabei sofort schärfer gegen das Corpus ab. Auf Stadium 45 wird die Verbindung noch durch eine vorknorpelige Zone hergestellt, schon auf Stadium 46 hat dieselbe aber jede Knorpelähnlichkeit verloren und stellt ein Bindegewebe mit abgeplatteten Kernen dar. Aus der ursprünglichen queren Lage stellt sich das erste Branchialhorn mehr in die sagittale Richtung ein und wächst am Lateralumfang des Pharynx weiter dorsalwärts, bis es am dorsalen Umfang des Rachens mit seinem freien Ende dem der anderen Seite sehr nahe kommt (vergl. z. B. das Modell, Fig. 10 u. 16 auf Taf. LXXI). Endlich verdient noch Erwähnung, dass sich mit dem ventralen Rande des Cornu branchiale I das Branchiale II, d. h. das erste Thyreobranchiale, eine Strecke weit verbindet. Auf Stadium 48 besteht an der Verbindungsstelle schon völlig homocontinuirlich knorpelige Verschmelzung zwischen den beiden Skelettheilen, und diese bleibt auch im erwachsenen Zustand bestehen, wie die Abbildung von GOEPPERT (1901, Taf. XVIII, Fig. 9) zeigt. Wie und wann die Ossification des ersten Branchialhorns des Zungenbeins erfolgt, wurde nicht beobachtet; auch auf Stadium 50 war das Horn noch durchaus knorpelig.

Zu weiteren allgemein-morphologischen Erörterungen bietet das Zungenbein bei *Echidna* keinen besonderen Anlass; ich hebe nur hervor die freie Lage des obersten Endes der hyalen Spange am Schädel, die damit zusammenhängt, dass das Tympanicum seine primitive Ringform beibehält und es somit nicht zur Ausbildung einer abgeschlossenen Paukenhöhle und eines dritten Abschnittes des Fascialiskanales kommt (vergl. meinen Aufsatz über das Hyobranchialskelet, 1905 d.).

II. Die Schädelknochen.

Die Knochenbildung beginnt am Schädel schon verhältnissmässig frühzeitig, zu einer Zeit, wo die Verkorpelung des Primordialcraniums sich noch in den Anfängen befindet (Stadium 44). Wie immer, so sind es auch bei *Echidna* die Deckknochen, die zuerst auftreten; die Ersatzknochen-Bildung beginnt viel später und ist auch auf den ältesten untersuchten Beuteljungenstadien kaum eingeleitet. Von den Deckknochen wieder macht das Praemaxillare den Anfang, eine interessante Thatsache, da zur Zeit seiner Entstehung gerade das primordiale Ethmoidalskelet, dem sich der Knochen anlegt, noch sehr in der Ausbildung zurück ist. Der zuletzt auftretende Knochen ist das Pterygoid. Lässt sich das frühe Erscheinen des Praemaxillare verstehen aus seiner frühen Verwendung, so kann das späte Auftreten des Pterygoids als Hinweis auf die regressive Entwickelung dieses Knochens aufgefasst werden, die bei den viviparen Säugern zu seiner gänzlichen Unterdrückung geführt hat.

A. Ersatzknochen.

Auch auf dem ältesten von mir untersuchten Beuteljungenstadium (51 a) waren von selbständigen Ersatzknochen lediglich die ersten Anfänge dreier Occipitalia wahrzunehmen, alle anderen fehlten noch. Die Ossification des Primordialcraniums tritt also sehr spät auf, macht sich dann aber in sehr grossem Umfange geltend und führt zu einer sehr vollständigen Verknöcherung des Knorpelschädels, von dem nur der vorderste Theil der Ethmoidalregion als knorpelige Nase erhalten bleibt. Im Gebiete des neuralen Craniums kommt es ausserdem zu einer Verschmelzung der Ersatzknochen unter einander und mit Deckknochen, und

da auch diese mit fortschreitendem Alter immer mehr zusammenfliessen, so sind an den Schädeln alter Exemplare von *Echidna* überhaupt keine Nähte oder Fugen mehr vorhanden. Von wie vielen und welchen Knochenkernen aus die Ossification des neuralen Craniums erfolgt, ist bisher unbekannt; bezüglich der Ausdehnung einzelner Territorien lässt sich einiges aus den Angaben entnehmen, die VAN BEMMELEN auf Grund der Untersuchung eines jugendlichen Schädels mit zumeist erhaltenen Nähten gemacht hat. Was sich in dieser Hinsicht folgern lässt, wurde im speciellen Theil bei der Schilderung des erwachsenen *Echidna*-Schädels bereits gesagt; ich brauche daher hier nicht mehr darauf zurückzukommen und schildere nur kurz die erste Entstehung der Occipitalia.

Auch von diesen kommen nur das Supraoccipitale und die beiden Pleurooccipitalia in Betracht; das Basioccipitale war auch auf den ältesten von mir untersuchten Stadien noch nicht aufgetreten, und nur die Structur des Knorpels der Basalplatte liess darauf schliessen, dass die Knochenbildung auf seiner Oberfläche bald beginnen werde. Das Supraoccipitale beginnt seine Entstehung (Stadium 47) mit dem Auftreten einer unpaaren perichondralen Knochenlamelle, die vom Hinterrande des Tectum posterius aus, in zwei Lamellen gespalten, sich auf die Dorsal- und die Ventralfläche der genannten Knorpelplatte fortsetzt. Das Pleurooccipitale jeder Seite beginnt in ähnlicher Weise als perichondrale Knochenauflagerung am hinteren Rande des Occipitalpfeilers oberhalb des Condylus und schreitet von hier auf der lateralen und medialen Seite des genannten Knorpelpfeilers vor.

Ausser diesen selbständig auftretenden perichondralen Knochenlamellen zeigen die Beuteljungenstadien aber noch Erscheinungen, die darauf hinweisen, dass die Ossification einzelner Theile des Knorpelschädels in directem Anschluss an Deckknochen erfolgt. Diese Gebiete sind die Anlagerungsstellen des Palatinums (Proc. maxillaris posterior der Nasenkapsel), des Parasphenoids (Processus pterygoideus der Ala temporalis), des Goniale (MECKEL'scher Knorpel dicht vor seinem proximalen Ende), Mandibula (vorderes Ende des MECKEL'schen Knorpels). An einigen dieser Stellen zeigt sich auf Stadium 51 a sogar schon beginnender Zerfall des Knorpels unter dem ihm dicht anliegenden Knochen. Genauer wird das bei den genannten Deckknochen zur Sprache kommen.

B. Deckknochen.

Zuerst von allen Schädelknochen entsteht das Praemaxillare; dasselbe ist schon auf Stadium 44 vorhanden, auf dem im Uebrigen noch jede Spur der anderen Deckknochen fehlt. Auf Stadium 45 sind mehrere andere hinzugekommen, auf deren genaue Feststellung ich jedoch wegen des Erhaltungszustandes der Serie verzichtet habe. Stadium 46 zeigt die meisten Deckknochen angelegt, nämlich: Parietale, Frontale, Squamosum, Nasale, Septomaxillare, Parasphenoid, Vomer, Palatinum, Praemaxillare, Maxillare, Tympanicum, Goniale, Mandibula. Zu allerletzt, nämlich erst auf Stadium 49, tritt das Pterygoid auf. Bei erwachsenen Thieren finden ausgedehnte Verwachsungen der Deckknochen unter einander und mit Ersatzknochen statt.

In der nachfolgenden Beschreibung gebe ich von jedem einzelnen Knochen zunächst den Entwickelungsgang und füge dann etwaige allgemeine Bemerkungen gleich an.

Parietale.

Das Parietale erscheint zuerst (Stadium 46) als schmaler Knochenstreifen, der an der Aussenfläche des hintersten Theiles der Ala orbitalis liegt, eine Fläche lateral-, die andere medialwärts kehrend, und ohne Verbindung mit anderen Knochen. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung dehnt sich der Knochen nach vorn bis auf die Commissura spheno-ethmoidalis und nach hinten bis auf die Supracapsularplatte aus, vor allem aber wächst er von seinem oberen Rande aus, medialwärts umbiegend, in horizontaler Richtung auf das Dach des Cavum cranii weiter. Schon verhältnissmässig frühzeitig, nämlich auf Stadium 49, haben sich

die hinteren Abschnitte der beiderseitigen Parietalia zu einer unpaaren, horizontal am Schädeldach gelegenen Knochenplatte vereinigt; aus dem Umstand, dass schon auf Stadium 49 eine mediane Naht nicht mehr vorhanden war, sowie aus den Bildern der Serie 51 a geht hervor, dass die Ossification gleichmässig von einer Seite auf die andere sich fortsetzt, ohne dass etwa längere Zeit eine Sutura sagittalis bestände. Die vorderen Hälften beider Parietalia bleiben dagegen lange unvereinigt, noch auf Stadium 51 a werden sie durch eine weite Dachfontanelle von einander getrennt. Die Verwachsung der vorderen Hälften erfolgt also langsamer; wann sie vollendet ist, vermag ich nicht zu sagen. Wenn Van Bemmelen angiebt, dass er an seinem Beuteljungenschädel (3,9 cm lang) die Sagittalnaht noch auffinden konnte, so kann es sich wohl nur um Spuren dieser Naht im vorderen Theile des Parietale gehandelt haben. Das älteste von mir untersuchte Beuteljungenstadium zeigte von dem vorderen noch schmalen Theil des Parietale die mediale Randpartie eine Strecke weit durch eine von vorn her einschneidende Naht abgetrennt; ob diese Naht die gleiche ist, die Van Bemmelen auf seinem Beuteljungenschädel (Taf. XXXI, Fig. 6) abbildet, vermag ich nicht sicher zu sagen, doch vermuthe ich es. Wie weit bei der Entstehung des einheitlichen Parietale die medianen Partien selbständig ossificiren, kann ich ebenfalls nicht bestimmt angeben, doch scheint in der That, nachdem die hinteren Abschnitte median vereinigt sind, auch ein von vornherein einheitliches Vorschreiten der Ossification am Vorderrand der einheitlichen Platte in den mittleren Partien zu erfolgen. Von anderen Deckknochen ist das Frontale der einzige, mit dem sich das Parietale verbindet; auf Stadium 51 a bestand diese Verbindung noch darin, dass der vordere noch paarige Theil des Parietale sich auf das Frontale seiner Seite etwas heraufschob (aussen von der Commissura spheno-ethmoidalis). Beim erwachsenen Thier deckt das in ganzer Länge einheitlich gewordene Parietale den ganzen hinteren Rand des ebenfalls einheitlichen Frontale; ein Verhalten, das sich also erst in späteren Stadien, als mir zur Verfügung standen, herstellt. Auch auf dem Stadium 51 a waren die Theile, denen das Parietale auflag (Commissurae orbitoparietales, Alae orbitales, Supracapsularplatten), noch knorpelig, und der Hinterrand des Knochens von dem Vorderrand des Tectum posterius noch durch einen Zwischenraum getrennt. Später erfolgt dann die Verbindung mit dem aus dem Tectum und den anderen genannten Partien des Knorpelschädels hervorgehenden Ersatzknochen (Supraoccipitale, Orbitosphenoid). Ueber den Deckenknorpel, der sich auf späten Stadien unter dem Parietale bildet, siehe p. 690.

Frontale.

Wie das Parietale, so entsteht auch das Frontale ganz lateral an der Seitenwand des Schädelcavums und wächst erst im Laufe der weiteren Entwickelung medialwärts vor, um mit seinem Partner eine Decke über dem vordersten Theil des Cavum cranii zu bilden. Der Knochen entsteht, wie das Stadium 46 zeigt, als Deckknochen an der Aussenfläche der Commissura spheno-ethmoidalis sowie des obersten Abschnittes der Seitenwand der Nasenkapsel, und dehnt sich von hier aus auf den hintersten Theil des Nasenkapseldaches aus. In der Hauptsache ist es also anfangs eine vertical stehende Platte. Schon das Stadium 46 zeigt sein vorderstes Ende von dem hinteren Rande des Nasale überlagert; von Stadium 48 ab ist es auch zum Parietale und Maxillare in Beziehung getreten (Taf. LXIX, Fig. 6; Taf. LXX, Fig. 9). Das Parietale schiebt sich auf den Seitentheil seines hinteren Abschnittes, der Processus frontalis des Maxillare auf den vordersten Abschnitt seines ventralen Randes herauf. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung vergrössern sich die vom Nasale und Parietale bedeckten Partien des Frontale beträchtlich, ferner wächst der Knochen, indem er an seinem oberen Rande in die Horizontalebene umbiegt, auf dem Dach der Nasenkapsel und über dem Cavum cranii medialwärts vor, und endlich wächst er an der Seitenwand der Nasenkapsel nach hinten und unten zu einer ausgedehnten Platte aus. Das Wachsthum in medialer Richtung erfolgt langsam, so dass auch auf Stadium 51 a erst zwischen den Theilen der Frontalia, die auf dem Nasenkapseldach liegen, eine Sutura frontalis vor-

handen ist, während zwischen den hinteren Abschnitten, über dem vordersten Theil des Cavum cranii, noch eine weite Dachfontanelle besteht, da beide Knochen sich hier erst in sehr geringer Ausdehnung über das Gehirn hinwegschieben. Der hintere Theil der Sutura frontalis kommt also spät zur Ausbildung, und dem entspricht es denn auch, dass, wie VAN BEMMELEN angiebt, die genannte Naht sehr viel länger sichtbar bleibt, als die Sagittalnaht zwischen den Parietalia, also spät ossificirt. Der dorsale, in horizontaler Lagerung auf dem Nasenknorpeldach und am Dach des Cavum cranii gelegene Abschnitt des Frontale, der anfangs nur sehr unbedeutend war, wird so allmählich zu einer beträchtlichen Knochenplatte, die als Squama frontalis bezeichnet und als solche dem vertical gestellten Abschnitt, als der Pars orbitalis, gegenübergestellt werden kann (Textfig. 45, p. 628). Letztere ist, wie gesagt wurde, der zuerst auftretende Theil des Knochens und geht unter abgerundetem rechten Winkel in die Squama über. Im Verlauf der weiteren Entwickelung wächst aber auch diese Knochenplatte von der Commissura spheno-ethmoidalis aus weiter ventralwärts und nach hinten, verschliesst die Fissura orbitonasalis bis auf ihr hinterstes, für den Durchtritt des N. ethmoidalis offen bleibendes Ende und steigt unterhalb der Fissur an der Nasenseitenwand herab, bis ihr ventraler Rand endlich in Verbindung mit der Pars perpendicularis des Palatinums gelangt. So sind am ausgebildeten Knochen die beiden Abschnitte, die Squama wie die Pars orbitalis, sehr ausgedehnte Platten.

Das Foramen epiphaniale der Nasenkapsel wird schon auf Stadium 46 aussen durch das Frontale bedeckt, so dass der hier heraustretende N. lateralis nasi zunächst zwischen der Nasenkapsel und dem Frontale weiter nach vorn verläuft (Textfig. 47, p. 630). In secundäre Beziehung tritt dann das Frontale noch zum Thränennasengang. Der Canalis nasolacrimalis, in den derselbe von der Orbita aus eintritt, liegt zwischen Nasenkapsel und Maxillare; im Laufe der Entwickelung dehnt sich aber die Pars orbitalis des Frontale bis zum Eingang dieses Kanales aus und bildet dann die mediale Begrenzung desselben. Irgend ein Anzeichen für die einstige Existenz eines selbständigen Lacrimale war nicht wahrzunehmen.

Das Frontale von *Echidna* bietet dem Gesagten zufolge von dem Stirnbein anderer Säuger nichts principiell Abweichendes.

Squamosum.

Gang der Entwickelung. Das Squamosum gehört zu den verhältnissmässig früh auftretenden Knochen: schon auf Stadium 45 ist es gut erkennbar. Es entsteht innerhalb einer verdichteten Blastemschicht, die schon auf Stadium 44 deutlich ist und sich vom Seitenumfang der Ohrkapsel zu dem der Nasenhöhle erstreckt. Irgend eine nähere Beziehung dieser Schicht zum MECKEL'schen Knorpel besteht nicht. Da das Squamosum in ihrem hinteren Theil auftritt, so liegt es von vornherein mit seiner caudalen Partie lateral von der Ohrkapsel, speciell lateral von der Crista parotica und der Prominentia semicircularis lateralis, mit seiner rostralen Hälfte in dem Gebiet vor der Ohrkapsel und zunächst ohne nähere Beziehungen zum Knorpelschädel (Textfig. 14, p. 576). Sein vorderster Theil bildet einen dünnen Fortsatz, Processus zygomaticus, der auf Stadium 45 noch frei endet, auf Stadium 46 aber vorn zur Verbindung mit dem Proc. zygomaticus des Maxillare kommt, in der Weise, dass er sich diesem Fortsatz dorsal auflegt. Der Jochfortsatz des Squamosums stellt nur die vordere Verlängerung der hinteren breiten Squamosumplatte dar, ohne aus der Ebene derselben herauszutreten. Im Laufe der weiteren Entwickelung dehnt sich das Squamosum über einen grösseren Theil der Lateralfläche der Ohrkapsel aus und gewinnt ferner auch in dem Gebiet vor der letzteren Beziehungen zum Knorpelschädel, indem es sich mit seinem dorsalen Rande an die Aussenfläche der Commissura orbitoparietalis anlegt (Taf. LXXII, Fig. 20; Taf. LXXIII, Figg. 21—26). Die Anlagerungslinie reicht schliesslich (Stadium 51a) bis fast an die Ala orbitalis. Unterhalb dieses dorsalen Randes wird der Knochen von der Commissur durch den M. temporalis getrennt, der weiter hinten Veranlassung zur Entstehung des Canalis temporalis zwischen dem Primordialschädel und dem Squamosum

giebt. Der Muskel dehnt nämlich schon auf Stadium 48 seinen Ursprung von der Aussenfläche der Commissura orbitoparietalis caudalwärts auf die Aussenfläche der Ohrkapsel aus, und zwar auf das Gebiet oberhalb der Prominentia semicircularis lateralis. Anfangs hier frei liegend, wird er später durch das sich vergrössernde Squamosum überwachsen und so in einen Kanal, eben den Canalis temporalis, eingeschlossen. Caudalwärts erhält derselbe keinen Abschluss, auch vorn öffnet er sich natürlich weit, um den Muskel heraustreten zu lassen (im hinteren Gebiet der Orbitotemporalregion). Dagegen wird er dorsal abgeschlossen durch die Anlagerung des Squamosums an die Supracapsularplatte und die Commissura orbitoparietalis, und ebenso ventral durch die Anlagerung des Knochens an die Prominentia semicircularis der Ohrkapsel und an den ventralen Rand jener Commissur (s. die Textfigg. 40—44, p. 626ff.). Der vordere Theil des Kanales, an der Aussenfläche der Commissura orbitoparietalis und dem präcapsulären Knorpelstreifen, den sie am Vorderrand der Ohrkapsel herabsendet, ist früher vorhanden als der hintere, der erst mit dem weiteren Wachsthum der Squamosumplatte zu Stande kommt. Der vorderste Theil des Squamosums bleibt stets als schmaler Fortsatz, Proc. zygomaticus, von dem breiten hinteren Theil abgesetzt und vermittelt die Verbindung mit dem Maxillare (Taf. LXX, Fig. 9).

Ausser dem letzteren erlangt nur noch der Unterkiefer Beziehungen zu dem Squamosum, indem er mit ihm in Gelenkverbindung tritt. Die Stelle, an der dies geschieht, liegt vor der Ohrkapsel. Hier verdickt sich der untere Rand des Squamosums beträchtlich und bildet im Laufe der Entwickelung sogar einen besonderen, leistenförmig nach innen vortretenden Fortsatz, so die ventralwärts blickende Fläche verbreiternd, gegen die das obere Ende des Ramus mandibulae aufsteigt. Das embryonale Bildungsgewebe, das den Knochen von seinem ersten Auftreten an umgiebt, und das im Laufe jener Vergrösserung sich immer mehr zu einem dünnen Periost reducirt, überzieht natürlich auch die zur Anlagerung für den Unterkiefer bestimmte Fläche (Taf. LXXIII, Figg. 22—24) und schliesst auch auf Stadium 51a noch die Markräume zwischen dem spongiösen Balkenwerk des Knochens ab. Das heisst: auch auf diesem letzten Beuteljungenstadium war eine eigentliche glatte Gelenkfläche noch nicht ausgebildet; dieselbe kommt somit erst spät zu Stande (Taf. LXXV, Figg. 37, 38). Das Kiefergelenk bildet sich als Schleimbeutel zwischen jenem Bindegewebsüberzug und dem am Condylus mandibulae. Es wird später für sich behandelt werden. Hier wäre nur noch zu erwähnen, dass in dem Gebiet der Anlagerungsstätte für den Unterkiefer keine Spur von Knorpel vorkommt, und dass erst sehr spät der Bindegewebsüberzug, der die Gelenkfläche überkleidet, faserknorpelige Structur annimmt (s. Unterkiefer und Kiefergelenk).

In den letzten untersuchten Beuteljungenstadien wächst dann der hintere Theil des Squamosums (der der Ohrkapsel aufliegt) an seinem ventralen Rande weiter nach abwärts und bildet so die laterale Begrenzungswand des Recessus epitympanicus (p. 657). Durch diese nach abwärts gewachsene Randpartie des Squamosums wird bei der Betrachtung des erwachsenen Schädels von lateral her die Crista parotica verdeckt; diese selbst erscheint dann nicht mehr oberflächlich am Schädel, sondern mehr in die Tiefe verlagert (s. Ohrkapsel). Endlich ist noch zu erwähnen, dass auf Stadium 51a sich an der Innenfläche des Squamosums, aber selbständig gegenüber dem Knorpel der Crista parotica, eine Lage Hyalinknorpel findet, die sich auch zwischen die Knochenbalken des Squamosums ausdehnt (Textfigg. 40—43, p. 626, 627). Die Befunde auf Stadium 49 und 50 legen den Schluss nahe, dass diese Knorpelpartie von der Ohrkapsel (der Crista parotica) stammt. In das Gebiet vor der Ohrkapsel setzt sie sich nicht fort, und speciell in der Gegend der mandibularen Gelenkfläche ist keine Spur von Knorpel vorhanden.

An der Herstellung der Begrenzungswand des Cavum cranii nimmt das Squamosum bei *Echidna* wahrscheinlich überhaupt keinen Antheil. In der Labyrinthregion wird es von dem Schädelraum abgedrängt durch die Ohrkapsel, der es aussen anliegt; in dem Gebiet vor der Ohrkapsel liegt es theils aussen von

der Commissura orbitoparietalis, theils aussen von der Membrana spheno-obturatoria. Da die Stadien der letzten Fertigstellung des Schädels noch fehlen, so kann nicht mit Sicherheit behauptet werden, dass die ganze Membrana spheno-obturatoria verknöchert; es ist dies aber wahrscheinlich, und es würde dann im erwachsenen Schädel das Squamosum an keiner Stelle bis unmittelbar an das Cavum cranii heranreichen. Immerhin ist die Möglichkeit nicht ganz auszuschliessen, dass ein kleiner Theil der Membran unverknöchert bleibt, und damit das Squamosum in einem circumscripten Gebiet direct zur Theilnahme an der Begrenzung des Cavum cranii gelangt. (Siehe das Genauere hierüber bei der Darstellung des erwachsenen Schädels.)

Allgemeine Bemerkungen. 1) Canalis temporalis. Das Squamosum gehört zu den Knochen des *Echidna-* und überhaupt Monotremenschädels, die in ihrem Verhalten von dem sonst für die Säuger typischen auffallend abweichen. Die wichtigste Besonderheit liegt darin, dass zwischen dem Squamosum und dem aus der Verknöcherung der Ohrkapsel hervorgehenden Petrosum ein Gang, der Canalis temporalis, bleibt, der von der Pars posterior des M. temporalis eingenommen wird. Ueber die Beurtheilung dieses Verhaltens durch frühere Autoren hat Van Bemmelen ausführlich gehandelt (1901), so dass ich es nicht für nöthig halte, darauf näher einzugehen. Die auf Grund jenes Verhaltens von mancher Seite gehegte Vermuthung, dass das „Squamosum“ von *Echidna* eigentlich das Jugale repräsentire, ist schon von Van Bemmelen als unrichtig zurückgewiesen worden. An der völligen Homologie des Squamosums der Monotremen mit dem der übrigen Säuger kann kein Zweifel herrschen. Ebensowenig kann es meines Erachtens fraglich sein, dass der Canalis temporalis der Monotremen an Einrichtungen anschliesst, die bei niederen Wirbelthieren, speciell Reptilien, bestehen. Das wichtigste Moment, das hier in Frage kommt, ist das Verhalten des M. temporalis. So mangelhaft auch unsere Kenntniss der Kiefermusculatur bei den niederen Wirbelthieren im Einzelnen ist, so wissen wir doch, dass bei Amphibien wie Reptilien eine kräftige, dem Trigeminus angehörige und zum Unterkiefer gehende Muskelmasse die Aussenfläche der Ohrkapsel oberhalb der Crista parotica und der Prominentia semicircularis lateralis bedeckt und hier sich mit ihrem Ursprung rückwärts erstreckt. Eine Ueberdachung dieser Muskelmasse durch eine schmälere oder breitere Brücke, an deren Herstellung das Squamosum und das Parietale betheiligt sind, ist bekanntlich bei Reptilien nicht selten; wir finden sie in Form einer breiten Decke bei stegocrotaphen Schildkröten und als schmale Spange („Occipitalspange“) bei *Sphenodon* und Sauriern. Diese Dinge sind ja oft, und kürzlich erst wieder von Rabl behandelt worden (1903). Der Unterschied zwischen dem *Echidna-* und irgend einem Saurierschädel würde dann hauptsächlich darin liegen, dass bei *Echidna* das Parietale an der Ueberbrückung des Temporalkanales nicht betheiligt ist, sondern nur das Squamosum, das sich oberhalb des Kanales wieder an primordiale Skelettheile (Supracapsularplatte) anlegt. Von principieller Bedeutung ist das aber nicht; es lässt sich vielmehr recht gut verstehen als Folge der grösseren Ausdehnung des Schädelcavums bei *Echidna* gegenüber den Reptilien. Diese Verbreiterung des Schädelraumes (durch das Gehirn) musste die Ohrkapsel stark nach der Seite drängen und damit dem oberen (resp. medialen) Ende des Squamosums nähern, zugleich den Raum des Temporalkanales immer mehr einengen und die hier gelegene Kaumuskelmasse in ihrer Entfaltung hemmen. So kam es zu der Reduction des Temporalkanales, zu dessen Begrenzung dann schliesslich das Squamosum allein genügte (vergl. Textfigg. 40—43, p. 626, 627).

Mit dieser Ueberlegung haben wir aber, glaube ich, auch den Schlüssel für das Verständniss des Verhaltens bei den übrigen Säugern gewonnen, wo ein Temporalkanal überhaupt nicht mehr besteht. Man kann sich vorstellen, dass mit der weiteren Entfaltung des Gehirnes auch der Temporalkanal weiter eingeengt und damit die in ihm gelegene Muskelportion in ihrer Entwickelung behindert wurde. Der völlige Schwund des Muskels führte dann auch zum Verschluss des Temporalkanales. (Auf das Erhaltenbleiben

eines Restes desselben komme ich noch zurück.) Wie dann endlich in der Säugerreihe das Squamosum dazu gelangte, an der Begrenzung des Schädelraumes in der Labyrinthregion theilzunehmen, wurde schon an anderer Stelle angedeutet: hierfür kommt die Umlagerung der Ohrkapsel als wichtigstes Moment in Betracht (p. 685, 689). In dem Maasse, als die Ohrkapsel sich nach hinten hin basalwärts niederlegt, verschiebt sie sich und mit ihr die Supracapsularplatte an der Innenfläche des Squamosums, das so zur directen Begrenzung des Schädelraumes gelangen muss, wie es bei den meisten Säugern ja thatsächlich der Fall ist.

In Zusammenhang mit diesen Betrachtungen lässt sich aber noch etwas anderes verstehen: das verschiedene Verhalten des Processus zygomaticus des Squamosums bei den Monotremen gegenüber dem bei den übrigen Säugern. Bei *Echidna* bildet der Fortsatz die directe vordere Verlängerung der Squamosumplatte, bei den Nicht-Monotremen tritt er aus der Ebene dieser Platte lateralwärts heraus. Mir scheint das mit dem Verhalten des M. temporalis zusammenzuhängen. Das Vorhandensein einer der Ohrkapsel unmittelbar anliegenden hinteren Portion dieses Muskels ist der ursprüngliche Zustand, den auch die Monotremen noch bewahrt haben. Dagegen liegt bei den übrigen Säugern die Hauptmasse des Muskels auf der Aussenfläche der Squamosumplatte. Nach dem, was oben über die Einengung des Temporalkanales durch das sich verbreiternde Gehirn gesagt wurde, ist die Vermuthung naheliegend, dass die Ausbildung der extrasquamosal gelegenen Portion des Muskels die Folge der Raumbeengung der intrasquamosal (im Temporalkanal) gelegenen war. Als Folge davon aber lässt sich die Umbildung des Squamosums verstehen: das Heraustreten des Processus zygomaticus aus der Ebene des Squamosums erscheint bedingt durch die Entfaltung des M. temporalis an der Aussenfläche des Squamosums.

Die hier vorgetragene Anschauung weicht in manchen Punkten von der ab, die Rabl 1903 entwickelt hat. Auch Rabl hält es für sehr wahrscheinlich, dass die Knochenbrücke, die den Temporalkanal der Monotremen überbrückt, der Occipitalspange der Rhynchocephalen und Krokodile entspricht (— ohne damit sagen zu wollen, dass sie von dieser abzuleiten sei —); er hat ferner bereits die geringere Weite des Temporalkanales bei *Echidna* (gegenüber *Ornithorhynchus*) auf das grössere Volumen des Gehirns und die dementsprechend grössere Schädelcapacität bei *Echidna* zurückgeführt. In den weiteren Vorstellungen aber gehen unsere Anschauungen auseinander. Rabl meint nämlich: „Mit dem Wachsthum des Gehirns und der damit einhergehenden Vergrösserung der Schädelcapacität muss es schliesslich zu einem völligen Schwunde der Occipitalspange kommen, sie wird gewissermaassen von dem sich ausdehnenden Hirnschädel aufgezehrt, und so kommt es, dass bei den höheren Säugethieren, von den Marsupialiern angefangen, von einer Occipitalspange ebenso wenig mehr etwas vorhanden ist, wie unter den Sauropsiden bei den Vögeln. Der Grund ihres Schwundes war in beiden Fällen der gleiche.“ Ich meinerseits denke mir, wie gesagt, die Sache anders. Die „Occipitalspange“ ist bei den Säugern nicht zu Grunde gegangen, sondern bildet hier vielmehr einen Theil der Wandung des Schädelraumes. Bei *Echidna* wie bei *Ornithorhynchus* wird die mediale Wand des Temporalkanales von der Ohrkapsel und der Supracapsularplatte gebildet (s. bezüglich *Echidna* meine Textfigg. 40—43 und bezüglich *Ornithorhynchus* Fig. 4 auf Taf. XXXII der Arbeit von Van Bemmelen), der laterale Abschluss des Kanales erfolgt also durch den Haupttheil des Squamosums selbst und nicht etwa durch einen besonderen Fortsatz desselben. Nimmt man also mit Rabl an, dass die laterale Wand des Temporalkanales (die auf die Occipitalspange der Reptilien zurückzuführen ist) bei den Säugern im Allgemeinen zu Grunde gegangen sei, so würde das den Schwund des grössten Theiles des Monotremen-Squamosums bedeuten, und man müsste dann für die übrigen Säuger eine Neubildung des Knochens, gewissermaassen eine Regeneration desselben, von dem stehen gebliebenen Reste (— der bei dieser Annahme wohl in dem ventralen, die mandibulare Gelenkfläche tragenden Abschnitt zu suchen wäre —) annehmen. Demgegenüber ist mir meine oben erörterte Anschauung wahrscheinlicher. Ich gehe für die Betrachtung des Verhaltens der Nicht-Monotremen vom *Echidna*-Zustand, d. h. der breiten Squamosumplatte aus, die von der primordialen Schädelseitenwand noch durch den Temporalis getrennt wird, und denke mir weiter, dass unter Schwund dieser Muskelportion das Squamosum zunächst zu ausgedehnterem Contact mit der primordialen Schädelseitenwand gelangte und dann, nachdem diese unter ihm hinwegrückte, selbst in die Reihe der das Schädelcavum begrenzenden Skeletstücke eintrat.

Uebrigens ist wahrscheinlich auch bei höheren Säugern durchaus nicht jede Spur des Temporalkanales verwischt. Bei *Echidna* tritt, wie bereits Hyrtl bekannt war, in den Temporalkanal von hinten her

die A. occipitalis ein und läuft hier nach vorn. Auch bei höher stehenden Säugern (siehe z. B. die Darstellungen des Arteriensystems des Pferdes bei ELLENBERGER-BAUM 1900, oder MARTIN 1904) giebt die A. occipitalis einen Ast, die A. meningea posterior, ab, die zwischen dem Os petrosum und der Squama temporalis in den Meatus temporalis und durch diesen in die Schädelhöhle dringt. Hier verzweigt sie sich an der Dura mater, dem Tentorium cerebelli und der Falx cerebri. Es liegt wohl nahe, diese Arterie mit der bei *Echidna* im Temporalkanal verlaufenden, und ihre hintere Eintrittsöffnung mit dem hinteren Abschnitt des letzteren in Beziehung zu bringen. Mehr freilich möchte ich darüber vorläufig nicht sagen, da die Verzweigungs- und topographischen Verhältnisse der fraglichen Arterien noch nicht genau genug bekannt sind. HYRTL ist, was nicht Wunder nehmen kann, bezüglich der Topographie der Arterie bei *Echidna* nicht zur richtigen Erkennung des Sachverhaltes gekommen (er lässt z. B. das Anfangsstück der Arterie in der „Diploë der Schläfenschuppe" verlaufen), und HOCHSTETTER (1896) bemerkt nur, dass bei dem SEMON'schen *Echidna*-Embryo No. 47 die Arterie zwischen Squamosum und Labyrinthkapsel verläuft, und fügt hinzu: „Offenbar wird diese Arterie später vollständig von Knochen des Schädeldaches umwachsen und kommt so in einen Knochenkanal zu liegen." Die Verzweigungsverhältnisse hat er nicht verfolgt; sie sind somit noch zu ermitteln.

Wie das Verhalten der Arterien, so bedarf auch das der Venen einer erneuten Untersuchung auf Grund der obigen Auseinandersetzungen.

2) Betheiligung des Squamosums an der Bildung der Schädelseitenwand. Dass das Verhalten des Squamosums in der Orbitotemporalregion des erwachsenen *Echidna*-Schädels noch nicht ganz klar liegt, wurde schon oben erörtert (p. 656). VAN BEMMELEN nimmt eine directe Betheiligung des Knochens an der Bildung der Schädelseitenwand vor der Ohrkapsel an, während mir eine solche nicht sehr wahrscheinlich ist. Von den oben angeführten Momenten hebe ich hier nochmals hervor, dass bei *Ornithorhynchus* die Schädelseitenwand in der fraglichen Gegend — d. h. der seitliche Abschluss des Cavum epiptericum — ohne Betheiligung des Squamosums lediglich durch das „Alisphenoid" (die knöcherne Lamina spheno-obturatoria) zu Stande kommt, die sich bis zum Petrosum nach hinten erstreckt. Die sehr beträchtliche Antheilnahme an der Herstellung der Schädelseitenwand, die das Squamosum im Gebiet des Cavum epiptericum bei den über den Monotremen stehenden Säugern gewinnt, hängt zusammen mit der Reduction der Commissura orbitoparietalis und der der Membrana spheno-obturatoria. (Ueber die Beziehung der letzteren zur Ala temporalis siehe p. 706.) Mag bei *Echidna* sich übrigens das Squamosum an der Begrenzung des Schädelcavums in der Orbitotemporalregion bereits betheiligen oder nicht — jedenfalls lässt sich aus dem Verhalten bei den Monotremen leicht verstehen, wie der Knochen, der bei Reptilien keinen Antheil an der Bildung der Schädelseitenwand besitzt, bei den meisten Säugern sowohl in der Labyrinth- wie in der Orbitotemporalregion einen solchen gewinnt.

3) Knorpel im Squamosum. Noch sei kurz der Thatsache gedacht, dass dem Squamosum im Beuteljungenstadium 51a eine vom Primordialcranium isolirte Knorpelpartie anliegt und sich zwischen die Balken des Knochens fortsetzt. Bekanntlich ist auf das Vorkommen von Knorpel im Squamosum schon mehrfach hingewiesen worden, und man hat darin den Beweis sehen wollen, dass in das Squamosum der Säuger das Quadratum der niederen Wirbelthiere aufgegangen sei. Die Befunde bei *Echidna* bieten einer solchen Annahme keine Stütze. Der Knorpel stammt hier wahrscheinlich von der Crista parotica der Ohrkapsel ab und dehnt sich — was für die Quadratum-Frage von Bedeutung ist — nicht bis zur mandibularen Gelenkfläche aus, sondern bleibt von dieser weit getrennt. Wahrscheinlich sind die Vorkommnisse von Knorpel im Squamosum gar nicht immer der gleichen Natur, sondern in Bezug auf Bedeutung und Herkunft verschieden. Bei *Echidna* ist auch nicht die leiseste Andeutung dafür vorhanden, dass das Squamosum etwas anderes sei als ein Deckknochen an der Aussenseite der Ohrkapsel, jede genetische Beziehung zum Quadratum erachte ich für ausgeschlossen; das Bildungsgewebe, in dem es entsteht, hat zum MECKEL'schen Knorpel keine Beziehung. Dies betone ich noch besonders, da DRÜNER und nach ihm FUCHS bei der

Maus und dem Kaninchen den Gelenktheil des Squamosums mit dem des Unterkiefers zusammen von einem „Chrondroblastem" herleiten, das vom MECKEL'schen Knorpel stammen soll. Eine solche „Chondroblastemknospe" des MECKEL'schen Knorpels habe ich bei *Echidna* nicht nachweisen können; wollte man das Blastem, in dem das Squamosum auftritt, zu primordialen Theilen in Beziehung bringen, so käme dafür viel eher die Ohrkapsel in Betracht. Mit der Annahme einer genetischen Zusammengehörigkeit zweier Blasteme auf Grund ihrer gegenseitigen Nachbarschaft kann man aber nicht vorsichtig genug sein. Eine eingehendere Kritik der DRÜNER-FUCHS'schen Anschauungen verspare ich mir für eine andere Gelegenheit.

4) Homologie. Um auch der Homologie-Frage noch zu gedenken, so glaube ich, wie früher, dass der Knochen, der jetzt ziemlich allgemein bei den Reptilien als Squamosum aufgefasst wird, und den ich auf Grund seiner topographischen Beziehungen zur Ohrkapsel im Jahre 1895 als Homologon des Säuger-Squamosums ansprach, in der That diese Deutung verdient. (Bezüglich der Verhältnisse bei *Sphenodon* habe ich meine damals geäusserte Anschauung geändert und möchte mich jetzt denen anschliessen, die das Squamosum in dem grossen Deckknochen aussen von der Ohrkapsel und dem Quadratum sehen, — wie ich schon kürzlich [1906] ausgesprochen habe.) Dagegen vermag ich noch nicht denen zuzustimmen, die in dem Paraquadratum der Amphibien das Squamosum der Säuger erblicken. Dieser Widerspruch beruht auf der Ueberzeugung, dass jene Anschauung, so bestechend sie in mancher Hinsicht ist, neue Schwierigkeiten im Gefolge hat, die nicht so leicht zu beseitigen wären. Die Aehnlichkeit des Paraquadratums der Amphibien mit dem Quadratojugale der Reptilien ist in manchen Fällen (Anuren—Chelonier!) so gross, dass es schwer ist, an die Identität der beiderlei Elemente nicht zu glauben.

Nasale.

Das Nasale erscheint als Deckknochen auf dem hinteren Theil des Nasenkapseldaches (Taf. LXIX, Fig. 6; Taf. LXXIV, Figg. 31, 32). Schon auf Stadium 46 liegt es mit seinem caudalen Ende dem Vorderrand des Frontale auf; später bilden sich dann noch Beziehungen zum Maxillare und Septomaxillare aus; das erstere schiebt sich über den ventralen Rand, das letztere über das vordere verschmälerte Ende des Nasale herüber. Die beiderseitigen Nasalia sind anfangs weit von einander getrennt, später wachsen sie einander entgegen und kommen zur Vereinigung in der medianen Sutura internasalis. Die Randpartien, die sich mit anderen Knochen decken, vergrössern sich im Laufe der Entwickelung ebenfalls. Das Nasale bedeckt den N. lateralis nasi in seinem rostralwärts gerichteten Verlauf auf der Nasenkapsel und wird von einigen Oeffnungen durchbohrt, durch welche Gefässe sowie Aestchen der genannten Nerven hindurchtreten.

In vergleichender Hinsicht wäre die schon von anderer Seite hervorgehobene Thatsache bemerkenswerth, dass das Nasale durch das stark entwickelte Septomaxillare von der Begrenzung der Apertura piriformis ausgeschlossen wird.

Parasphenoid.

Gang der Entwickelung. Das paarige Parasphenoid ist vielleicht schon auf Stadium 45 vorhanden, gut ausgebildet und mit voller Sicherheit erkennbar aber erst auf Stadium 46 (Textfigg. 16—18, p. 578). Es entsteht als Deckknochen an der Basis cranii in der Orbitotemporalregion. Die erste und damit wichtigste Anlagerungsstätte ist die mediale Fläche des absteigenden Theiles der Ala temporalis. Von hier aus dehnt sich der Knochen nach vorn und hinten weiter aus; caudalwärts bis auf den medialen Umfang des vordersten Theiles der Pars cochlearis der Ohrkapsel (lateral vom Foramen caroticum), rostralwärts bis an den Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel. Das Parasphenoid stellt einen länglichen sagittal und vertical stehenden platten Knochen dar, der seine mediale Fläche in ganzer Länge gegen die Seitenwand des Ductus nasopharyngeus, seine laterale Fläche in dem hinteren Abschnitt gegen den Knorpelschädel (Cochlearkapsel und Ala temporalis), in dem vorderen Abschnitt frei gegen die Orbitotemporalhöhle kehrt. Dieser vordere vor der Ala temporalis gelegene Abschnitt bleibt anfangs mit seinem dorsalen Rande von der Schädelbasis getrennt,

kommt aber dann, indem er an Höhe zunimmt, zur Berührung mit derselben. Sein Dorsalrand lagert sich der Unterfläche des Balkenbodens (nahe dem seitlichen Rande desselben) sowie der Unterfläche der Lamina transversalis posterior der Nasenkapsel, ebenfalls ganz lateral, an und breitet sich hier etwas nach beiden Seiten (medial und lateral) aus. Der Ventralrand des Knochens stützt sich in grösster Ausdehnung auf die Dorsalfläche des Palatinums und verbreitert sich in dem Gebiet vor der Ala temporalis ebenfalls zu einer Art Fussplatte, die sich dem Palatinum auflagert (Textfig. 35, p. 609; Taf. LXXIII, Figg. 22—25).

Vom Stadium 49 ab gewinnt das hinterste Ende des Knochens auch Beziehungen zu dem nunmehr aufgetretenen Pterygoid, indem es sich diesem hinter dem Palatinum auflagert, zugleich schiebt sich das vordere Ende an die laterale Fläche der medialen Lamelle der Pars perpendicularis des Palatinums vor und verbindet sich mit dieser (Textfigg. 36, 37, p. 617). — Die Beziehungen des Parasphenoids zu dem Knorpel des Primordialcraniums sind schon auf Stadium 46 nicht mehr die eines reinen Deckknochens; es liegt vielmehr der Ala temporalis eine Strecke weit ganz innig, ohne trennendes Bindegewebe, an. Dies ist der Fall namentlich an dem stumpfen Höcker, der an dem Uebergang des absteigenden Theiles der Ala in den horizontalen Theil vorspringt, und der wohl als Processus pterygoideus („laterale Lamelle" des Flügelfortsatzes) zu betrachten ist. Im Laufe der weiteren Entwickelung nimmt das Gebiet derartiger enger Berührung zwischen Knochen und Knorpel an Ausdehnung zu, und auf Stadium 51a zeigt der Knorpel in seinem Bereich sogar schon den Beginn des Zerfalls. In welcher Weise sich die Dinge weiter abspielen, ist bisher wegen Mangels der entsprechenden Stadien noch nicht beobachtet; jedenfalls zeigt der erwachsene Schädel das Parasphenoid in untrennbarer Vereinigung mit dem Sphenoidale, das aus der Ossification des Primordialcraniums in der Orbitotemporalregion hervorgeht. So bildet der Deckknochen zusammen mit der Ala temporalis den Abschnitt des Sphenoidale, den Van Bemmelen als Flügelfortsatz bezeichnet.

In dem Gebiet vor der Ala temporalis, zwischen ihr und dem Proc. maxillaris posterior der Nasenkapsel, blickt die Lateralfläche des Parasphenoids anfangs gegen den weiten Raum der Orbitotemporalhöhle und bildet die mediale Wand derselben unterhalb des Balkenbodens und des hintersten Theiles der Nasenkapsel. Zwischen ihm und dem Balkenboden tritt anfangs der N. petrosus superficialis major von medial nach lateral, um zu dem Ganglion sphenopalatinum zu gelangen, das aussen von dem Knochen liegt. Von Stadium 48 ab erscheint der Nerv von dem letzteren vollständig umwachsen, d. h. in ein Loch desselben, das Foramen parabasale, eingeschlossen. Wichtiger ist eine andere Aenderung, die das Verhalten des Knochens zur Orbitotemporalhöhle betrifft. Sie wird während der Beuteljungenstadien angebahnt dadurch, dass der am meisten medial und ventral gelegene Bezirk der Orbitotemporalhöhle, das Cavum epiptericum, von dem Hauptraum der letzteren durch Ausbildung der Membrana spheno-obturatoria abgetrennt wird. Man findet demnach dann das Parasphenoid als Bestandtheil der medialen Wand des Cavum epiptericum, speciell des vorderen Theiles desselben, der durch die Verknöcherung der Membrana spheno-obturatoria als ein enger Kanal dem Schädelcavum zugeschlagen wird und vorn mit dem Foramen pseudo spheno-orbitale in die Orbita ausmündet (Textfigg. 44, 45, p. 628; Taf. LXXV, Figg. 37, 38). Auf diese Weise wird das Parasphenoid von lateral her völlig verdeckt, und da es dorsal durch den Wulst der Lamina infracribrosa überwölbt wird, so bleibt es am erwachsenen Schädel nur an einer Stelle leichter sichtbar: dorsal von dem Pterygoid an der lateralen Wand des Ductus nasopharyngeus (von der Choane aus).

Bezüglich des N. Vidianus (parabasalis), der das Parasphenoid durchsetzt, verweise ich auf p. 628 u. 744.

Allgemeine Bemerkungen. Ueber die Parasphenoide der Säuger habe ich vor 2 Jahren (1905a) ausführlich gehandelt, und ich kann mich daher, nachdem im Vorausgehenden die thatsächlichen Grundlagen meiner Anschauung eingehender dargestellt wurden, bezüglich der allgemeinen Schluss-

folgerungen kürzer fassen. Es kann keine Frage sein, dass der Knochen, den ich hier bei *Echidna* als Parasphenoid geschildert habe, der „medialen Lamelle des Flügelfortsatzes“ oder dem gemeiniglich „Pterygoid“ genannten Knochen der übrigen Säuger entspricht. Bei *Echidna*, wo er früher nicht bekannt war, und wo ich ihn zuerst aufgefunden habe, tritt er bei seinem Anspruch auf den Namen Pterygoid in Concurrenz mit dem anderen, am Mundhöhlendache hinter dem Palatinum gelegenen Knochenstück. Ich zeigte, dass dieses letztere bei jener Concurrenz zweifellos den Vorzug verdient. Seiner ganzen Topographie nach entspricht es thatsächlich dem Pterygoid der Reptilien, während das andere dem Sphenoidale angeschlossene Element die weitestgehenden Uebereinstimmungen mit dem Parasphenoid der niederen Vertebraten darbietet. Der Hauptunterschied der mit einander verglichenen Elemente liegt nur darin, dass das Parasphenoid der niederen Vertebraten ein unpaares Element ist, während die medialen Lamellen der Keilbein-Flügelfortsätze der Säuger inclusive der Monotremen paarige Gebilde darstellen. Ich wies aber schon in meiner früheren Arbeit auf eine Anzahl Momente hin, die trotzdem den Vergleich rechtfertigen und die Vorstellung stützen, dass die Parasphenoidlamellen der Säuger die selbständig gewordenen Seitentheile des unpaaren Parasphenoids oder Parabasale der Non-Mammalia repräsentiren.

Auch sonstige damit in Verbindung stehende Fragen wurden schon in meinem früheren Aufsatz erörtert. Ich hob hervor, dass der Knochen bei *Echidna* schon frühzeitig in directe Berührung mit dem Knorpel der Ala temporalis gelangt, der er anliegt, und so schon früh die innigen Beziehungen zu dem Knorpelschädel anknüpft, die dann bei der Ossification des letzteren zu der festen Verbindung des Parasphenoids und des Sphenoidale führen. Dem mag hier noch hinzugefügt sein, dass das gleiche Vordringen eines Deckknochens bis an die Oberfläche des Knorpels selbst sich bei *Echidna* noch in einigen weiteren Fällen zeigt: beim Palatinum und Dentale (der Mandibula). Auf die wichtige Uebereinstimmung, dass auch bei Rhynchocephalen und Sauriern der Seitentheil des Parabasale ganz innig und untrennbar mit dem Processus basipterygoideus (dem Homologon der Ala temporalis) verschmilzt, wurde auch schon hingewiesen.

Von dem Parasphenoid der viviparen Säuger weicht das von *Echidna* in einigen Punkten ab. Bei jenen lässt es sich meist leicht als laterale Begrenzung der Choane erkennen, während es hier an derselben Stelle nur undeutlich zu sehen ist. Die starke Ausdehnung des Palatinums und das Vorhandensein des Pterygoids sind der leicht erkennbare Grund dafür. Der auffallendste Unterschied liegt aber jedenfalls darin, dass es bei *Echidna* mit seinem vorderen Abschnitt in die vordere Verlängerung des Seitentheils der mittleren Schädelgrube eingeschlossen wird, wo es dann unter der Nasenkapsel die mediale Wand bildet. Das Verständniss hierfür ergiebt sich nur bei einer Betrachtung aller der Besonderheiten, die die mittlere Schädelgrube von *Echidna* gegenüber der der viviparen Säuger überhaupt zeigt (p. 704 ff.), und die darauf hinauslaufen, dass bei *Echidna* das Raumgebiet, das secundär dem Schädelcavum zugeschlagen wird, grösser ist als bei viviparen Säugern, und auch noch einen Theil des Gebietes begreift, das bei den letzteren als Fossa pterygopalatina frei am Schädel zu Tage liegt. Daher mündet ja auch das Foramen parabasale (durch das der N. Vidianus hindurchtritt) in jenen Theil der mittleren Schädelgrube, in dem auch das Ganglion sphenopalatinum liegt. (Dass bei den viviparen Säugern die „mediale Lamelle des Keilbein-Flügelfortsatzes“ in der Fossa pterygopalatina gewöhnlich nicht zu Tage tritt, hat seinen Grund in dem Verhalten des Processus pterygoideus der Ala temporalis [der lateralen Lamelle des Flügelfortsatzes] und dem Palatinum.)

Dem, was ich in meiner früheren Mittheilung über das F o r a m e n p a r a b a s a l e sagte, habe ich wenig hinzuzufügen. Der hauptsächlich aus dem N. petrosus superficialis gebildete N. parabasalis s. Vidianus läuft bei *Echidna* zunächst zwischen der Schleimhaut des Ductus nasopharyngeus und dem Parasphenoid

nach vorn und tritt dann durch das Foramen parabasale, das sich in dem letzteren befindet, lateralwärts zum Ganglion sphenopalatinum. Den gleichen Verlaufstypus des N. parabasalis zeigen, wie ich feststellen konnte, auch manche placentale Säuger, z. B. *Mus musculus*, nur dass hier, wenigstens in den von mir untersuchten Embryonalstadien, der Nerv schliesslich zwischen der primordialen Schädelbasis und dem dorsalen Rande des Knochens, also über den letzteren hinweg, lateralwärts tritt, statt ihn zu durchbohren. Das Gleiche ist aber auch bei *Echidna* in frühen Embryonalstadien der Fall, wodurch sich das geschlossene Foramen parabasale als der secundäre Zustand ergiebt. Dem gegenüber steht dann der zweite Verlaufstypus des N. parabasalis s. Vidianus, der sich bei *Didelphys*, *Canis*, *Equus*, *Homo* findet und dadurch gekennzeichnet ist, dass der Nerv zwischen dem Parasphenoid und der primordialen Schädelbasis nach vorn verläuft. In diesem Falle braucht er den Knochen nicht zu durchbohren, da er von vornherein, d. h. vom hinteren Ende des Knochens an, lateral von dem letzteren liegt. Es besteht dann, wie das ja vom Menschen her bekannt ist, ein längerer Canalis parabasalis zwischen primordialer Schädelbasis und dem anlagernden Deckknochen (Parasphenoid), jener Kanal, der in der Literatur auch promiscue als Canalis pterygoideus oder Can. Vidianus bezeichnet wird. Beide Verlaufstypen des N. parabasalis lassen sich unschwer mit einander verknüpfen, und es ist mir gar keine Frage, dass die Untersuchung einer grösseren Anzahl von Säugern auch die Uebergangszustände nachweisen wird. Das Endziel des Nerven ist immer das Gebiet der Flügelgaumengrube, in der das Ganglion sphenopalatinum liegt; zu diesem gelangt er, indem er an der Schädelbasis medial von der Wurzel des Processus pterygoideus der Ala temporalis von hinten nach vorn zieht. Diese Beziehungen sind gegeben; variabel ist nur das Verhalten zu dem Deckknochen, der an der Schädelbasis dieser Gegend entsteht. In der einen Kategorie der Fälle bleibt er in seinem ganzen Verlauf an der Schädelbasis lateral-dorsal von dem Knochen (— dann kommt es zur Bildung eines Canalis parabasalis —), in den anderen Fällen bleibt sein hinterer Abschnitt in mehr medial-ventraler Lagerung, näher der Schleimhaut des Ductus nasopharyngeus, und wird hier von der Schädelbasis durch den Knochen (Parasphenoid) getrennt. Dann muss er natürlich weiter vorn den Knochen auf irgend eine Weise passiren, um lateralwärts zur Flügelgaumengrube zu gelangen, sei es, indem er über ihn hinweg oder indem er durch ihn hindurchtritt. Ich meinerseits bin geneigt, den ersten Verlaufstypus (Verlauf des Nerven in einem Parabasalkanal zwischen primordialer Schädelbasis und Parasphenoid) als den ursprünglicheren anzusehen, weil er sich auch bei *Sphenodon*, den Sauriern und anderen Reptilien findet; dann wäre ein Verhalten wie das von *Echidna* als abgeändert zu betrachten. Eine darauf gerichtete Untersuchung wird natürlich vor allem auch nach den Gründen zu fragen haben, die den verschiedenen Verlauf des Nerven bedingen; besonders dürfte auf solche Momente zu achten sein, die den hinteren Theil des Nerven in mehr lateraler oder mehr medialer Lage festzuhalten geeignet sind.

Von einem genaueren Eingehen auf die Gefässe nehme ich hier Abstand; auch auf diesem Gebiete wird es nöthig sein, die specielle Topographie zu den Theilen des Schädels genauer, namentlich auch an Schnittserien durch Embryonen, festzustellen, als das bisher durch die Untersuchung von Injectionspräparaten erwachsener Thiere geschehen ist.

Hervorheben möchte ich hier nochmals die Thatsache, dass bei der Bildung des Parasphenoids von *Echidna* überall aus dem Bildungsgewebe sofort Knochen gebildet wird, aber nicht erst gewissermaassen als Zwischenstadium Knorpel oder doch ein knorpelähnliches Gewebe, wie es bei placentalen Säugern beobachtet ist (Wińcza 1896; Fischer 1901 b, 1903; Fawcett 1905; ich selbst; vergl. meinen früheren Aufsatz 1905 a; sowie 1901, p. 918 ff.; 1905 b, p. 847; 1906, p. 52). Ich habe letzteres Verhalten schon früher in Parallele gestellt mit dem Auftreten der secundären oder accessorischen Knorpelkerne im Unterkiefer der Säuger und halte an dieser Auffassung durchaus fest. Wie beim Unterkiefer, so sehe ich auch hier beim Parasphenoid in dem Ausbleiben jenes knorpeligen Zwischenstadiums ein ursprüngliches Verhalten von *Echidna*, und damit auch einen Hinweis auf die secundäre Natur jener Knorpelbildung bei den placentalen Säugern. Wie weit sie hier übrigens verbreitet ist, sollte wohl noch erst speciell untersucht werden.

Vomer.

Das erste Stadium, auf dem der Vomer mit Sicherheit erkannt werden kann, ist No. 46. Vielleicht sind auch schon auf Stadium 45 paarige Anlagen vorhanden, doch verhindert die blasse Karminfärbung eine sichere Entscheidung. In Stadium 46 ist er dagegen deutlich erkennbar, und zwar repräsentirt durch zwei paarige, schmale Knochenstreifen, die nur in ihren vorderen Hälften bereits durch eine dünnere mediane Knochenbrücke verbunden werden (Textfigg. 19—21, p. 579). Somit ist wohl der Schluss gerechtfertigt, dass die erste Anlage des Vomer eine paarige ist. Der Knochen entsteht von vornherein unterhalb des

Ventralrandes des Nasenseptums, zwischen den hinteren Abschnitten der Nasenhöhlen. Die nächsten Stadien lassen eine von vorn nach hinten vorschreitende Verschmelzung der beiden Knochenstreifen erkennen und zugleich eine Verlängerung nach vorn und hinten (Taf. LXIX, Fig. 7). Nach vorn wächst er in zwei kurze paarige Spitzen aus, die auf Stadium 51a noch hinter den caudalen Enden der Paraseptalknorpel aufhören, nach hinten dehnt er sich bis auf die in der Mittellinie vereinigten Laminae transversales posteriores aus. Der anfangs ganz platte, schmale Knochenstreifen ändert weiterhin seine Form, indem er in der Mittellinie sich ventralwärts verdickt. Diese verdickte Partie bildet ein breites und niedriges knöchernes Septum zwischen den untersten Theilen der hinteren Abschnitte beider Nasenhöhlen sowie zwischen den beiderseitigen Ductus nasopharyngei; mit seinem Ventralrand stützt sie sich auf die in der Mittellinie vereinigten Processus palatini der Maxillaria (vorn) und die ebenfalls median vereinigten Partes horizontales beider Palatina (hinten). Die Verdickung betrifft nicht den Knochen in seiner ganzen Breite, sondern lässt die beiden lateralen Randbezirke unbetheiligt. Diese bilden dann zwei schmale Leisten, die dem oberen Rand der verdickten medianen Partie des Knochen lateral ansitzen, in der vorderen Hälfte direct nach aufwärts, weiter hinten mehr lateralwärts gerichtet. Die niedrigen, nach aufwärts gerichteten vorderen Abschnitte der Leisten steigen gegen den Ventralrand des Septum nasi auf, umfassen denselben aber nicht etwa; sie gestalten den vorderen Theil der Oberfläche des Vomer rinnenförmig (Incisura vomeris). Die hinteren lateralwärts gerichteten Abschnitte der Streifen sind breiter und lagern sich an die Ventralfläche der Laminae transversales posteriores der Nasenkapsel an. Es sind die als Alae vomeris bekannten Theile (Textfigg. 46—49; p. 630, 631).

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen. Man kann am ausgebildeten Säuger-Vomer einen medianen Körper und zwei aus diesem an seinem oberen Rande hervorgehende Alae unterscheiden. Die oben gegebene Darstellung zeigt, dass bei *Echidna* die Alae die ursprünglichsten, frühesten, paarig entstehenden Theile des Knochens sind, und dass erst, nachdem sie sich in der Mittellinie vereinigt haben, von der Unterfläche des so entstandenen platten Knochenstreifens aus sich der Körperabschnitt entwickelt, und zwar von vornherein unpaar, median. Die Localität, an der der Vomer sich bildet, ist das Gebiet ventral vom knorpeligen Nasenseptum, zwischen den hinteren Hälften beider Nasenhöhlen. Bei der Entscheidung der Frage, ob der Vomer der Säuger den verschmolzenen Vomeres der niederen Vertebraten oder aber dem vorderen Längsschenkel des Parabasale derselben entspricht, fallen die geschilderten Thatsachen zu Gunsten der zuerst genannten Alternative in die Wagschale.

Was zunächst die paarige Anlage des Vomer betrifft, so ist dieselbe auch bei anderen Säugern beobachtet worden, ja sie ist sogar manchmal noch deutlicher und länger dauernd als bei *Echidna*. Bei einem 44 mm langen Embryo von *Mus musculus* finde ich den Vomer fast in ganzer Ausdehnung durch zwei paarige getrennte Knochenstreifen repräsentirt, und nur zwischen den vordersten Enden derselben finden sich schon einige verbindende mediane Knochenbälkchen. Aber noch nach einer anderen Richtung hin sind die Befunde bei der Maus von grösstem Interesse. Die beiden paarigen Vomerstreifen zeigen nämlich hier ausgesprochenere topographische Beziehungen zu den Cartilagines paraseptales und den Bodentheilen der Nasenkapsel, als zum Septum. Ihre vordersten Enden stellen platte, auf die Kante gestellte Knochenstreifen dar, die zwischen den hinteren Enden der Cartilagines paraseptales eingeklemmt liegen, so dass ihre gegen einander gekehrten Flächen sich berühren und, wie gesagt, verschmelzen. Die hinteren Enden legen sich divergirend den medialen Rändern der Laminae transversales posteriores, die vom Septum getrennt sind, an. Das gleiche Verhalten der paarigen Vomerstreifen findet sich auch bei anderen Säugern.

Die Aehnlichkeit des geschilderten Verhaltens mit dem, das die beiden Vomeres der Saurier darbieten, ist in die Augen fallend. Der Vomerknochen bei *Lacerta* z. B. liegt medial der Cartilago paraseptalis an,

vorn bis an die Lamina transversalis anterior, hinten bis an das Planum antorbitale reichend. Man braucht sich nur die Cartilago paraseptalis in ihrem hinteren Abschnitt zerstört zu denken, um genau das Verhalten zu bekommen, das die Maus und andere Säuger zeigen. Nach dieser Auffassung würden also die beiden Hälften des Säuger-Vomer ursprünglich ihre Anlagerungsstätte gar nicht am Nasenseptum, sondern an den Paraseptalknorpeln gefunden haben, und die Beziehung zum Septum, wie sie z. B. *Echidna* zeigt, wäre secundär. Sich das vorzustellen, macht bei der innigen Nachbarschaft der Paraseptalknorpel und des Septums keine Schwierigkeiten. Vielleicht ist der partielle Schwund der Paraseptalknorpel bei den Säugern ein Grund dafür gewesen, dass der Vomer am Septum und an seinem eigenen Partner eine Festigung suchte; vielleicht lag der Grund hierfür aber auch in der Aufgabe, die dem Vomer bei der Ausbildung des secundären Gaumens zufiel: die dem Kieferdruck ausgesetzten Gaumenplatten gegen das Nasenskelet zu stützen. Eine Abschätzung der einzelnen in Betracht kommenden Momente wird erst möglich sein, wenn das Verhalten des Vomer bei einer grösseren Anzahl von Säugern bekannt sein wird. Jedenfalls aber kann es keine Schwierigkeit machen, sich die Entstehung des unpaaren Säuger-Vomer aus der Verschmelzung zweier paariger, ursprünglich etwas mehr lateral gelegener Knochenstreifen zu denken. Schildkröten, manche Saurier und die Vögel bieten überdies hierzu die vollkommene Parallele.

Im Gegensatz hierzu ist es sehr schwer, sich vorzustellen, dass der Säuger-Vomer, wie neuerdings besonders Broom meint, auf den Längsschenkel des Parasphenoids oder Parabasale der niederen Wirbelthiere zurückzuführen sei. Da die ursprüngliche Anlagestelle des letzteren das Gebiet ventral von der Hypophyse ist, so müsste man annehmen, dass es von hier aus secundär nach vorn in das Gebiet der Nasenhöhle gewandert sei. Welches Moment diese Vorwärtswanderung bewirkt haben solle, wodurch ferner die Reptilien-Vomeres, die für die Betheiligung an der Herstellung des secundären Gaumens in der denkbar günstigsten Lage sich befanden, von dieser Verwendung bei den Säugern ausgeschlossen wurden, dürfte schwer zu begründen sein. Ich gedenke, auf die Vomer-Frage an anderer Stelle eingehender zurückzukommen.

Incisivum (= Praemaxillare plus Septomaxillare).

Wohl kein Knochen des *Echidna*-Schädels hat eine so wechselvolle Entwickelungsgeschichte durchzumachen, wie das Os incisivum. Es geht hervor aus der Verschmelzung zweier Knochen, des Praemaxillare und des Septomaxillare, von denen jedoch der erstere, das Praemaxillare, auch erst mehrere verschiedene Zustände durchläuft. Seine erste Anlage ist wahrscheinlich paarig, indessen erscheinen schon frühzeitig beide Hälften zu einem unpaaren Knochen vereinigt. Dieser wird dann aufs neue in zwei Hälften zerlegt, und endlich verbindet sich eine jede derselben mit dem Septomaxillare ihrer Seite zu dem definitiven Incisivum. Ich verfolge zunächst die beiden Componenten für sich in ihrer Entwickelung und füge dann erst die allgemeinen Betrachtungen an.

Praemaxillare. Das Praemaxillare ist der am frühesten auftretende von allen Schädelknochen. Es entsteht schon auf Stadium 44, zu einer Zeit, wo das Primordialcranium noch sehr unvollkommen ist, und speciell in der Ethmoidalregion, als deren Belegknochen es erscheint, noch kaum die Anfänge der Knorpelbildung erkennbar sind. Hier erscheint es als ein in der Hauptsache paariger Deckknochen am Dach des vordersten Abschnittes der Mundhöhle unter dem (noch nicht verknorpelten) Boden der Nasenkapsel (Textfigg. 10, 12, 13; p. 565, 566). In der Mittellinie hängen jedoch schon auf diesem jüngsten Stadium die beiderseitigen Knochen an der Basis des Eizahnes zusammen, in dessen Hartsubstanz die Knochensubstanz der Praemaxillaria ohne Grenze übergeht. Ein Stadium, auf dem die beiden Knochen ganz unverbunden gewesen wären, wurde nicht beobachtet. In dem Verhalten zum Eizahn liegt die Erklärung für das frühe Auftreten der Praemaxillaria: es ist bedingt durch die denselben zufallende Auf-

gabe, dem Eizahn als Stütze zu dienen. — Die nächstfolgende sehr wichtige Veränderung ist dann die Vereinigung der vorderen Enden beider Praemaxillaria durch einen unpaaren pränasal gelegenen Knochenpfeiler. Das Stadium 45a zeigt denselben in seiner ersten Entstehung, und zwar als selbständige Verknöcherung innerhalb einer schon vorher erkennbar gewesenen, median zwischen beiden Aperturae nasales externae gelegenen Gewebsverdichtung. Die Ablagerung von Knochensubstanz in derselben ist von vornherein unpaar. Schon auf dem wenig älteren Stadium 45 haben sich die vorderen Enden der paarigen Praemaxillaria durch Auswachsen mit diesem unpaaren Pfeiler in Verbindung gesetzt, so dass jetzt ein einheitliches Praemaxillare existirt, bestehend aus einer unpaaren Pars praenasalis und zwei paarigen Partes palatinae, welch' letztere an der Basis des Eizahnes noch einmal unter einander zusammenhängen. In diesem Zustand verharrt der Knochen längere Zeit, während der er kräftiger wird, und speciell die Partes palatinae sich an der Ventralfläche des knorpeligen Bodens der Nasenkapsel weiter caudalwärts ausdehnen und sich mit ihren hinteren Enden auch auf die Ventralfläche der vordersten Enden der Maxillaria heraufschieben (Textfigg. 23—26; p. 580). — Die nächste wesentliche Veränderung zeigt erst das Stadium 47: der Eizahn ist geschwunden und mit ihm die hintere Verbindung, die zwischen beiden Partes palatinae des Praemaxillare bestand. Ueber die Erscheinungen, die an dem Eizahn selbst dem Schwunde desselben vorhergehen, hat Seydel (1899) ausführlich gehandelt, und so brauche ich hier nicht mehr darauf zurückzukommen; ob der Zahn bei der Eröffnung der Eischale selbst abbricht oder erst gleich nach dem Ausschlüpfen des Embryo abgeworfen wird, ist noch unbekannt. Die Knochenbälkchen zwischen den Partes palatinae des Praemaxillare unterliegen offenbar der Resorption. An der Einheitlichkeit des Praemaxillare wird dadurch zunächst nichts geändert, da dieselbe durch die noch intacte Pars praenasalis gewahrt bleibt (Taf. LXIX, Figg. 6, 7; Textfig. 34, p. 608). Auf dem Stadium 51a ist die letztere aber bis auf einen kleinen isolirten Knochenkern verschwunden, und damit sind dann zwei völlig von einander getrennte Praemaxillaria zu unterscheiden, von denen ein jedes an der Unterfläche des Nasenkapselbodens und der Crista marginalis desselben liegt. Mit diesem Stadium schliesst das von mir untersuchte Beuteljungenmaterial ab; der ausgebildete Schädel lehrt, dass die wichtigste weitere Veränderung des Praemaxillare in seiner Verwachsung mit dem Septomaxillare besteht. Das Verwachsungsproduct ist das definitive Os incisivum, an dem das Praemaxillare das Corpus, das Septomaxillare den Processus extranasalis bildet.

Bei den Beuteljungen von *Echidna* hat Seydel (1899) den Processus praenasalis des Zwischenkiefers abgebildet, ohne genauer auf ihn einzugehen; bei *Ornithorhynchus* wurde er von J. T. Wilson (1901) genauer beschrieben. Der Genannte constatirte ihn auch bei *Echidna*-Beuteljungen, doch war hier bereits sein Zusammenhang mit den paarigen subnasalen Theilen der Praemaxillaria gelöst, und der Fortsatz selbst auf einen kleinen Knochenkern reducirt. Ich selbst habe ihn bereits in einer früheren Publication (1905a) eingehend gewürdigt und seine Homologie mit dem Processus praenasalis des Zwischenkiefers der Amphibien und Reptilien festgestellt. J. T. Wilson macht auf seine Beziehung zu der Caruncula aufmerksam; er betrachtet ihn als eine Skeletstütze derselben und nennt ihn daher Os carunculae. Es ist wohl möglich, dass dem Fortsatz diese Function zukommt, wenn er auch nicht selbst in die Caruncula hineinragt, sondern in einiger Entfernung von derselben endet. (In dieser Hinsicht habe ich mich in meiner früheren Publication, 1905a, p. 276, ungenau ausgedrückt.) Ueber die verschiedenen Zustände der Caruncula wurden im speciellen Theil einige Angaben gemacht: auf Stadium 45 als ein rundlicher flacher Hügel erkennbar, wird sie auf den Stadien 48, 49, 50 prominenter, aber zugleich im Umfang kleiner und schärfer gegen die Umgebung abgesetzt, ausserdem verdickt sich jetzt das Stratum corneum der sie bedeckenden Epidermis beträchtlich. Auch auf Stadium 51a, auf dem der Pränasalfortsatz des Zwischenkiefers schon fast völlig geschwunden ist, ist die Caruncula noch recht gut ausgebildet, wenn auch klein. Leider fehlen die weiteren Stadien, so dass nicht entschieden werden kann, wie lange sich die Caruncula noch nach Schwund des Knochenfortsatzes erhält. — Ueber die muthmaassliche Function der Caruncula vermag ich nichts Neues zu sagen; da sie erst nach dem Ausschlüpfen des Embryos aus dem Ei zur vollen Ausbildung kommt, so kann ihr eine Aufgabe bei diesem Act nicht zukommen, wie das auch schon von anderer Seite ausgesprochen

worden ist. Hierfür ist der von SEYDEL eingehend behandelte Eizahn vorhanden; die Caruncula spielt vielleicht, wie J. T. WILSON meint, eine Rolle bei dem Sauggeschäft.

Septomaxillare. Das Septomaxillare erscheint als Deckknochen an der Aussenseite der Nasenkapsel, am caudalen und ventralen Umfang der Fenestra narina. Mit seinem ventralen Rande stützt es sich auf die nach der Seite vorspringende Crista marginalis des Nasenkapselbodens, sein hinterer Abschnitt steigt hinter der Fenestra narina auf, sein vorderer schiebt sich als schmale Zunge auf der genannten Crista ventral von der Fenestra narina nach vorn vor. Auf Stadium 46 stellt auch der hintere Abschnitt noch einen schmalen Streifen dar; später verbreitert er sich und dehnt sich mit seinem Vorderrande nach vorn bis auf die Aussenfläche des Processus alaris superior aus, so den hinteren schmalen Theil der Fenestra narina von aussen zudeckend (Taf. LXIX, Fig. 6; Taf. LXX, Fig. 9). Auch in caudal-dorsaler Richtung dehnt sich der Knochen weiter aus; dabei schiebt er sich unter das vordere Ende des Maxillare und auf das Nasale vor und gelangt schliesslich auf dem Dach der Nasenkapsel zur medianen Vereinigung mit dem der anderen Seite. Der ausgebildete Schädel zeigt dann das Septomaxillare in Concrescenz mit dem Praemaxillare, als Processus extranasalis des Incisivums.

In welcher Weise die Verschmelzung des Praemaxillare und des Septomaxillare zum Incisivum erfolgt, wurde noch nicht beobachtet. Wichtig wäre es, das Schicksal der Crista marginalis bei diesem Vorgang zu erfahren. BROOM (1896) nimmt an, dass die Leiste theilweise resorbirt werde, was sehr wahrscheinlich ist, aber bisher nicht direct beobachtet wurde. Es wäre auch möglich, dass die Leiste nur von den sich verbreiternden Knochen umwachsen würde.

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen über das Praemaxillare, das Septomaxillare und das Incisivum. Unter den Momenten, die sich bei der Entwickelung des Praemaxillare feststellen liessen, verlangen einige eine ganz besondere Beachtung.

Zunächst die sehr frühe, allen anderen Deckknochen vorauseilende Entwickelung, für die der leicht erkennbare Grund in der frühzeitigen Inanspruchnahme des Knochens als Stütze des Eizahnes gegeben ist. Es zeigt sich hier sehr klar die Bedeutung eines in der Ontogenese selbst gelegenen Momentes, und es folgt daraus, wie voreilig es wäre, wollte man aus der Reihenfolge des Auftretens der Skeletstücke Schlüsse auf ihr phylogenetisches Alter ziehen.

Diese Erkenntniss ist durchaus nicht etwa neu, mag aber doch wieder einmal hervorgehoben werden, da man nur zu oft in der Literatur die freilich sehr bequeme Praxis befolgt sieht, ontogenetische Thatsachen und auch solche der Chronologie, kurzweg so zu sagen „ins Phylogenetische zu übersetzen". Angaben, die sich auf die zeitlichen Verhältnisse bei der Entwickelung der Schädelknochen beziehen, liegen allerdings erst in spärlicher Anzahl vor, aber diese spärlichen genügen, um zu zeigen, dass jene zeitlichen Verhältnisse den grössten Verschiedenheiten unterworfen sind. So ist das Praemaxillare bei Urodelen (*Siredon, Salamandra, Triton*) nach O. HERTWIG ein sehr früh entstehender Knochen, während es bei den Anuren erst sehr spät, bei der Metamorphose, zur Entwickelung kommt; das Parasphenoid der Urodelen gehört zu den am spätesten auftretenden Knochen, bei den Anuren zu den frühesten u. a. Nicht immer ist der Grund einer besonderen Beschleunigung oder Retardirung der Entwickelung so auf der Hand liegend, wie beim Praemaxillare von *Echidna*; und gerade darum bietet dieser Fall ein besonderes Interesse.

Die, man möchte sagen: überstürzte Anlage des Praemaxillare kommt dann noch in einem besonderen Moment zu sehr charakteristischem Ausdruck: der Knochen entsteht früher als das Knorpelskelet der Ethmoidalregion, als dessen Belegknochen er mit Bestimmtheit von den Amphibien an und auch bei den Säugern erscheint. Auch diese Erscheinung ist nicht ohne Parallele; es sind schon mehrerere Fälle bekannt, in denen ein Deckknochen früher auftritt als der Knorpel, zu dem er ursprünglich gehört.

Als Beispiel sei genannt das Pterygoid bei Urodelenlarven, das schon viel früher entsteht, als der Processus pterygoideus des Palatoquadratums, dessen Deckknochen es darstellt. Dass in diesen Erscheinungen secundäre Verschiebungen zu sehen sind, liegt wohl auf der Hand, denn phylogenetisch ist der Knorpelschädel älter als die Deckknochen, und die letzteren lagerten sich bei ihrer Entstehung an die bereits vorhandenen Theile des ersteren an.

Das Praemaxillare, wie es auf den Stadien 47—50 sich zeigt, bietet grosse Aehnlichkeit mit dem gleichnamigen Knochen mancher Reptilien, z. B. von *Lacerta*. Auch hier sind die zwei paarigen subnasalen Abschnitte und der unpaare Processus praenasalis zu unterscheiden, die sich auch in ähnlicher Lage zur Nasenkapsel befinden. Die interessante Thatsache, dass bei den Monotremen, wenn auch vorübergehend, noch ein Pränasalfortsatz des Zwischenkiefers besteht, habe ich unlängst schon besprochen (1905a, 1906); wiederholentlich auch habe ich schon darauf hingewiesen, dass dieser bei Amphibien und Reptilien so weit verbreitete Fortsatz bei den Säugern im allgemeinen geschwunden ist, und dass dadurch bei diesen die Möglichkeit des Vorwachsens des knorpeligen Nasenskeletes über das Zwischenkiefergebiet hinaus nach vorn gegeben war. Das Moment, das den Processus praenasalis bei den Monotremen wenigstens noch zur vorübergehenden Ausbildung kommen lässt, scheint in seiner Bedeutung als einer Skeletstütze der Caruncula gegeben zu sein. Von allgemeinem grossen Interesse ist die selbständige Verknöcherung des Fortsatzes und das von vornherein unpaare Auftreten derselben. Es liegen noch zu wenig Angaben über die Entwickelung des Knochens bei niederen Wirbelthieren vor, um sagen zu können, wie weit auch bei diesen schon die beiden Erscheinungen zu beobachten sind. So viel ist aber jedenfalls sicher, dass das Praemaxillare ursprünglich ein paariger Knochen ist, dass somit die unpaare Ossification des Processus praenasalis bei *Echidna* unter den Begriff der fusion primordiale von Dujès fällt (vergl. Gaupp 1905b, p. 612). Weniger bestimmt lässt sich sagen, ob die selbständige Entstehung des Fortsatzes im Sinne eines Primordialzerfalles (division primordiale, siehe die gleiche Literaturstelle) aufzufassen, oder ob sie schon in den Verhältnissen bei niederen Formen begründet ist. Bei *Rana* finde ich, dass der Processus praenasalis zuerst verknöchert und dann, im Anschluss an ihn, die Pars palatina, während bei den Urodelen, Hertwig's Angaben (1874) zufolge, beide Abschnitte eine grössere Selbständigkeit zu zeigen scheinen. Dass bei *Echidna* die Partes palatinae in der Entwickelung vorausgehen, hängt sicherlich mit ihrer früheren Inanspruchnahme durch den Eizahn zusammen.

Was das Septomaxillare anlangt, so habe ich die Gründe, die mich veranlassen, den am lateralen Nasenkapselumfang von *Echidna* gelegenen Knochen, der später mit dem Praemaxillare verschmilzt, mit diesem Namen zu belegen und damit einem bestimmten Skeletstück der Amphibien und Reptilien zu homologisiren, ausführlich vor einiger Zeit in einem besonderen Aufsatz (1905a) entwickelt. Nach den dort mitgetheilten Thatsachen ist das Septomaxillare ein Skeletstück, das als Deckknochen der Nasenkapsel bei Amphibien und Reptilien weite Verbreitung besitzt. Bezüglich seiner Topographie zum Knorpelschädel kam ich zu dem Schluss, dass es ursprünglich oberflächlich am lateralen Umfang der Nasenkapsel gelegen habe, hinter der Fenestra narina und aussen vom hinteren Theil derselben. An diesen Zustand schloss ich als einseitig entwickelten den von *Sphenodon*, den Sauriern und Schlangen an, charakterisirt dadurch, dass hier der Knochen sich über dem Jacobson'schen Organ in die Nasenkapsel hinein bis zum Septum ausdehnt. Dagegen ist das Verhalten des Septomaxillare bei *Echidna* wieder an den primitiven Zustand anzuschliessen, wo der Knochen oberflächlich aussen von der Nasenkapsel liegt. Im Speciellen wurden die vielen Uebereinstimmungen, die die in Betracht kommende Gegend bei *Echidna* mit der bei den niederen Formen zeigt, am angegebenen Orte auseinandergesetzt, hier möchte ich daraus nur noch einmal die Verhältnisse bei *Rana* hervorheben, die in ganz besonders auffallender Weise an die von *Echidna* erinnern. Denn auch bei *Rana* springt der Nasenkapselboden unter der Fenestra narina weit nach der Seite vor, und auf dem gesimsförmig vortretenden Abschnitt ruht das Septomaxillare auf, ganz wie bei *Echidna*.

Die Uebereinstimmung des Deckknochens von *Echidna*, der später den Processus extranasalis des Incisivums bildet, mit dem Septomaxillare der niederen Formen ist so gross, dass es schwer ist, an eine Homologie der beiden Knochen nicht zu glauben. (Bezüglich der Bezeichnung Processus extranasalis siehe Gaupp 1905a, p. 277.) Lehnt man diese Homologie ab, so bleibt zur Erklärung für die Genese des Monotremen-

Incisivums aus zwei Stücken, die lange ihre Selbständigkeit behalten, nur übrig, von den typischen ausgebildeten Säugerzuständen auszugehen und das obere Theilstück als einen secundär selbständig gewordenen Abschnitt anzusehen, wie das thatsächlich seitens der früheren Autoren geschehen ist. Die starke Verbreiterung des knorpeligen Nasenkapselbodens beim Embryo und Beuteljungen konnte dabei als das Moment aufgefasst werden, das die vorübergehende Trennung der beiden Bestandtheile bedingte. Den Processus extranasalis des Incisivums der Säuger müsste man dann lediglich als eine Fortsatzbildung vom Praemaxillare aus auffassen. Sicherlich kann eine solche Auffassung an sich nicht als unmöglich bezeichnet werden, aber ich glaube doch, dass die von mir vertretene den höheren Grad von Wahrscheinlichkeit für sich hat, angesichts der frappanten Uebereinstimmung der Deckknochenverhältnisse an der Nasenkapsel von *Echidna* mit denen bei Amphibien und Reptilien, und dann, weil es, unbeschadet des selbständigen Ganges, den die Entwickelung bei den Monotremen eingeschlagen hat, doch wohl an und für sich näher liegt, specielle Verhältnisse bei einer dieser Formen von primitiven Vorfahreneinrichtungen, als von bereits typisch ausgebildeten Säugerverhältnissen abzuleiten. Wenn eine Erklärung im erstgenannten Sinne nicht möglich ist, dann freilich muss auf die zweite Erklärungsart zurückgegriffen werden. Dieser Fall liegt aber hier nicht vor; im Gegentheil, der Anschluss an die Amphibien- und Reptilienzustände gelingt ohne jede Schwierigkeit.

Ist nun aber das Incisivum der erwachsenen *Echidna* als ein Verschmelzungsproduct des Praemaxillare und des Septomaxillare der niederen Vertebraten anzusprechen, so muss wohl gefolgert werden, dass bei allen Säugern, deren Incisivum einen Processus extranasalis besitzt (— und das ist die grosse Mehrheit —), dieser ein mit dem ursprünglichen Praemaxillare in Concrescenz befindliches Septomaxillare darstellt. Denn die Uebereinstimmung zwischen dem Processus extranasalis bei *Echidna* und dem bei den übrigen Säugern ist so vollkommen, dass an der Identität beider füglich nicht gezweifelt werden kann. Man könnte höchstens einwenden, dass vielfach der Fortsatz in grösserem Abstand hinter der Fenestra narina aufsteigt, aber diesem Einwand ist leicht zu begegnen: das knorpelige Nasenskelet wächst ja bei vielen Säugern aus der es umgebenden Deckknochenhülle nach vorn vor, und damit muss eben der Abstand zwischen dem Extranasalfortsatz des Zwischenkiefers und der Fenestra narina ein grösserer werden. Dann bleibt freilich die auffallende Thatsache bestehen, dass bisher nur noch bei *Ornithorhynchus*, sonst aber bei keinem anderen Säuger eine selbständige Entstehung des Processus extranasalis ossis incisivi mit Sicherheit nachgewiesen wurde (siehe meinen Aufsatz 1905a, p. 289). Hier werden also neue Untersuchungen noch manches zur Klärung der Verhältnisse herbeizutragen haben. Das Gleiche gilt, wie ich schon früher bemerkte, bezüglich der Herkunft und Bedeutung des Processus extranasalis des Incisivums der Crocodile.

In dem Abschnitt des Incisivums, der aus dem Praemaxillare der Beuteljungen hervorgeht und den ich als Corpus bezeichnete, sehe ich thatsächlich den Haupttheil des Praemaxillare der niederen Formen, freilich ohne den sonst gewöhnlich vorhandenen Zahnrand. In dieser reducirten Form könnte man ihn dann auch als Processus palatinus lateralis bezeichnen, wie ich es in der früheren Veröffentlichung that. Jedenfalls meine ich, dass Van Bemmelen im Irrthum ist, wenn er diesen Knochentheil als einen den Monotremen specifisch zukommenden, den anderen Säugern aber fehlenden Processus accessorius des Incisivums auffasst. Von grossem Interesse ist, dass auf den älteren Beuteljungenstadien (49, 50, 51a) vom vorderen Ende des Praemaxillare eine kleine Knochenzacke als Andeutung eines Processus palatinus medialis nach hinten geht. Schon J. T. Wilson (1901) hat die Zacke abgebildet (Textfig. 55, p. 633) und in gleichem Sinne gedeutet, sie zugleich aber auch, was von besonderer Wichtigkeit ist, bei *Ornithorhynchus* festgestellt. Hier ist sie im Beuteljungenstadium sogar besser entwickelt als bei *Echidna*, wird aber später, wie bei dieser, wieder resorbirt.

Maxillare.

Das Maxillare tritt bei *Echidna*, wie es für die Säuger, ja überhaupt für alle Tetrapoden von den Amphibien an typisch ist, als Deckknochen an der Seitenwand der Nasenkapsel auf. Schon auf Stadium 46 sind die Theile des definitiven Knochens zu unterscheiden: Corpus, Proc. frontalis, Proc. zygomaticus, Proc. palatinus (Textfigg. 19—24; p. 579, 580). Der dicke Körper, der den Canalis infraorbitalis umschliesst, liegt am ventralen Rande der Nasenkapselseitenwand, etwa dem mittleren Drittel der ganzen Kapsellänge entsprechend, der Proc. frontalis steigt als breite Platte an jener in die Höhe, der Proc. zygomaticus bildet eine lange dünne Knochenspange, die im Anschluss an den Körper caudalwärts zieht und sich mit dem Proc. zygomaticus des Squamosums zum Jochbogen verbindet, der Proc. palatinus endlich stellt anfangs eine schmale horizontale Leiste dar, die von dem Körper aus medialwärts in den secundären Gaumen vorspringt. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung vergrössert sich der Knochen in allen Richtungen (Taf. LXIX, Figg. 6, 7; Taf. LXX, Fig. 9). Der Körper wächst nach vorn hin, so dass er bis an den lateralen Rand der Crista marginalis des Nasenkapselbodens zwischen dem Septomaxillare und dem Praemaxillare gelangt, während er anfangs caudal von der Crista endete. In caudaler Richtung dehnt sich der Körper, auf den unteren Rand der Nasenkapselseitenwand bezogen, etwa bis zur Mitte zwischen den Spitzen beider Processus maxillares der letzteren aus. Der Processus maxillaris anterior ruht auf dem Maxillare. Der Processus frontalis, der anfangs ohne Verbindung mit anderen Knochen ist, schiebt sich im Laufe der Entwickelung auf die unteren Ränder des Septomaxillare, Nasale und Frontale herauf, während der Proc. zygomaticus keine neuen Verbindungen eingeht, sondern nur am Ventralumfang des Proc. zygomaticus ossis squamosi weiter nach hinten wächst. Das stärkste Wachsthum zeigt der Processus palatinus. Anfangs nur eine schmale dünne Leiste, verbreitert er sich bald in medialer Richtung in den secundären Gaumen hinein und kommt (von Stadium 49 an) zur Verbindung mit dem der anderen Seite in der medianen unterhalb des Vomer gelegenen Sutura intermaxillaris (Textfigg. 47—49; p. 630, 631). Auch mit der Ventralfläche des Vomer verbindet sich der mediale Rand des in dorso-ventraler Richtung stark verdickten Gaumenfortsatzes. In caudaler Richtung dehnt sich der Processus palatinus des Oberkiefers weiter aus als der Körper und schiebt sich (schon von Stadium 46 an) auf die Ventralfläche des Palatinums vor, mit diesem die am erwachsenen Schädel schräg von vorn-medial nach hinten-lateral verlaufende Sutura palatina transversa bildend. Auch mit dem Vomer tritt der Processus palatinus mit dem medialen Ende seines Hinterrandes in Verbindung. Das vordere Ende des Processus palatinus wird, ebenfalls schon von Stadium 46 an, von dem Praemaxillare ventral überlagert, das im Laufe der Entwickelung sich unter dem Maxillare sehr weit nach hinten ausdehnt (vergl. Van Bemmelen 1901, Taf. XXXI, Fig. 1). Vorn schliesst der Proc. palatinus mit einem schräg von medial-caudal nach lateral-rostral verlaufenden Rande ab, der die Seitenbegrenzung des Foramen incisivum bildet. Er liegt noch hinter der Gaumenknorpelplatte der Nasenkapsel und hinter den Paraseptalknorpeln, die also von dem Processus palatinus des Maxillare unbedeckt im Gebiet des Foramen incisivum liegen. In die Spalte zwischen der Gaumenknorpelplatte und der Seitenwand der Nasenkapsel sendet der Processus palatinus einen kurzen Fortsatz vor (Textfig. 50, p. 631).

Es bleibt noch übrig, das Verhalten des Maxillare zu dem R. maxillaris des Trigeminus und seinen Aesten ins Auge zu fassen. Das Maxillare umschliesst, wie gewöhnlich, den Canalis infraorbitalis, der sich am vorderen und am hinteren Ende des Knochens weit öffnet. Hinten (Aditus can. infraorb.) tritt der Nerv in den Knochen ein, vorn verlässt er ihn, in zwei Aeste getheilt (Exitus can. infraorb.). Von diesen Endästen tritt dann der eine dorsalwärts zwischen dem vorderen Ende des Maxillare und dem

Septomaxillare, der andere ventralwärts zwischen dem vorderen Ende des Maxillare und dem Praemaxillare hindurch. So kommen in den späteren Stadien bei der Verwachsung der Knochen zwei Foramina zwischen dem vorderen Ende des Maxillare und seinen Nachbarknochen (Septomaxillare und Praemaxillare) zu Stande, die ich als Foramen maxillofaciale anterius und Foramen maxillopalatinum anterius bezeichnet habe, und die auch am erwachsenen Schädel leicht auffindbar sind (Textfig. 56, p. 647). Schon innerhalb des Canalis infraorbitalis gehen aber auch Aeste von dem N. maxillaris ab und verlassen den Knochen durch Foramina an seiner Ventral- und Lateralfläche. Ventralwärts geht ein grösserer Nerv durch ein entsprechendes Foramen (F. maxillopalatinum posterius); die Zahl der lateralwärts austretenden Nerven fand ich in den einzelnen Serien sehr verschieden, am grössten (10!) in Serie 51a. Demnach war natürlich auch die Zahl der entsprechenden Oeffnungen (Foramina maxillofacialia posteriora) verschieden. Letztere vertheilen sich über ein grösseres Gebiet der Seitenwand des Maxillare und liegen hier in verschiedener Höhe, bis nahe an den ventralen Rand herab.

Bezüglich der für das Maxillare gebrauchten Nomenclatur seien noch einige Bemerkungen angefügt. Die Unterscheidung des Corpus, Proc. frontalis, Proc. palatinus und Proc. zygomaticus wird wohl auf keinen Widerspruch stossen, da die genannten Theile auch sonst am Säugermaxillare unterschieden werden. Die Namen der Foramina: For. maxillofacialia und For. maxillopalatina habe ich denen nachgebildet, die für die Oeffnungen im menschlichen Zygomaticum gebraucht werden: Foramen zygomatico-orbitale, F. zygomatico-temporale und F. zygomatico-faciale. Die grosse Zahl der Foramina maxillofacialia ist für *Echidna* hervorhebenswerth; bekanntlich zeigen die meisten Säuger statt ihrer nur eine grosse Oeffnung, die als Foramen infraorbitale bezeichnet wird. Dass es auch zur Kategorie der Foramina maxillofacialia gehört, liegt auf der Hand. Durch die beiden Foramina maxillopalatina dringen Aeste des N. maxillaris an die Schleimhaut der vordersten Partie des Mundhöhlendaches; bei anderen Säugern, abgesehen von *Ornithorhynchus*, werden, soweit mir bekannt, entsprechende Foramina nicht besonders beschrieben und benannt, die Nerven, die bei *Echidna* in ihnen verlaufen, dürften denen entsprechen, die beim Menschen aus der Bahn der Nn. alveolares superiores sich abzweigen, um zum Zahnfleisch zu treten. Nach dem durch den Mangel der Zähne bedingten Fortfall der Dentaläste sind bei *Echidna* jene palatinalen Schleimhautäste allein übrig geblieben.

Zwischen den Körper des Maxillare und die Seitenwand der Nasenkapsel tritt auf jungen Stadien schon der Ductus nasolacrimalis; am erwachsenen Schädel bleibt an dieser Stelle das Foramen lacrimale offen (Textfig. 57, p. 651), an dessen Begrenzung auch das Frontale Antheil gewinnt (s. dieses). Ein selbständiges Lacrimale kommt nicht zur Ausbildung, auch irgend eine Andeutung eines solchen war nicht wahrzunehmen. Ebensowenig lässt sich eine Spur eines Zygomaticums erkennen, das etwa an der Bildung des Jochbogens Antheil nehmen könnte. Dieser kommt von vornherein nur durch das Maxillare und das Squamosum zu Stande.

Palatinum.

Gang der Entwickelung. Das Palatinum tritt zuerst (Stadium 46, auf Stadium 45 zweifelhaft) am Mundhöhlendache auf, und zwar in dem lateralen Bezirk desselben, der dem „Oberkieferfortsatz“ angehört, an der Wurzel des „Gaumenfortsatzes“ desselben. Die beiderseitigen Gaumenfortsätze haben sich um diese Zeit bereits in der Mittellinie zur Bildung eines secundären Gaumens vereinigt, das Palatinum reicht aber noch nicht in denselben hinein. Mit seiner vorderen Partie legt sich das zunächst durch eine schmale Knochenplatte dargestellte Palatinum dem ventralen Rand der Nasenkapselseitenwand an, der dahinter folgende Abschnitt wird durch das Parasphenoid von der Basis des Knorpelschädels abgedrängt (Textfigg. 17—21, p. 578, 579). Durch Rückwärtsverlängerung gelangt das Palatinum bald auch noch mit seinem hinteren Ende zur Anlagerung an die Schädelbasis, und zwar an die Ventralfläche der Ala temporalis. In der Nomenclatur des ausgebildeten Knochens ist es also die Pars horizontalis des Gaumenbeins, die zuerst entsteht; als erste Andeutung der Pars perpendicularis besteht um diese Zeit (Stadium 46) nur eine niedrige Leiste, die sich auf dem vordersten Theil des Knochens erhebt und sich von aussen auf die untere Randpartie der

Nasenkapselseitenwand herauflegt. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung wächst vor allem die Pars horizontalis medialwärts in den secundären Gaumen ein, bis sie, wenigstens in dem grössten Theil ihrer Länge, mit der der anderen Seite in der Sutura palatina mediana zur Vereinigung kommt. Nur die hinteren Enden der beiderseitigen bleiben durch einen grösseren Zwischenraum von einander getrennt. Durch die Ausdehnung in medialer Richtung hilft das Palatinum einen grossen Theil des harten Gaumens bilden (Taf. LXIX, Fig. 7) und gewinnt dadurch nicht nur einen grösseren Antheil an der Herstellung des Mundhöhlendaches, sondern auch Beziehungen zu den Räumen, die über dem secundären Gaumen liegen: der Nasenhöhle (und zwar zu dem hinteren Abschnitt derselben), dem gleichseitigen Ductus nasopharyngeus und der gleichseitigen Hälfte des unpaaren Abschnittes des Ductus nasopharyngeus. (Jede Nasenhöhle setzt sich caudalwärts unterhalb der Lamina transversalis posterior zunächst in je einen Ductus nasopharyngeus fort, die weiter hinten in einen gemeinsamen Ductus übergehen.) Für die genannten Räume bildet das Palatinum einen Skeletboden. Im Gebiet der Nasenhöhle und des paarigen Nasenrachenganges kommen die beiderseitigen Palatina dabei auch in Verbindung mit dem Vomer, der zwischen den genannten Räumen ein niedriges knöchernes Septum bildet. Indem sich die Palatina mit ihren verdickten und etwas aufwärts gebogenen medialen Rändern an die ventrale Kante des Vomer anlegen, tragen sie zur Ergänzung jenes Septums bei. Die Nahtbildung und Vereinigung mit dem Vomer ist von Stadium 49 an zu constatiren (Textfig. 45, p. 628; Textfigg. 46—48, p. 630, 631).

Ausser mit dem eigenen Partner und dem Vomer tritt das Palatinum von Deckknochen noch in Verbindung mit dem Parasphenoid, Maxillare und Pterygoid. Zum Parasphenoid steht es von vornherein in Beziehung, da es, wie erwähnt, sich ventral von demselben anlegt (Taf. LXXIII, Figg. 22—25). Durch die Ausbildung einer breiten Fussplatte, mit der sich das Parasphenoid auf das Palatinum stützt, wird die Vereinigung beider Knochen besonders fest. Später (Stadium 51 a) stellt sich auch eine Verbindung des Parasphenoids mit der Pars perpendicularis des Palatinums her, indem sich das vordere Ende des erstgenannten Knochens an die laterale Fläche der medialen Lamelle der Pars perpendicularis vorschiebt (Textfig. 46, p. 630). Die Verbindung mit dem Maxillare bildet sich frühzeitig aus, dadurch, dass sich das hintere Ende des Proc. palatinus oss. maxill. auf die Ventralfläche des Palatinums heraufschiebt. Spät dagegen verbindet sich das letztere mit dem Pterygoid. Dieser Knochen entsteht erst sehr spät, als letzter von allen Deckknochen (Stadium 49) und legt sich dabei mit seinem Vorderrand von ventral her auf den hinteren Rand des Palatinums herauf (Textfig. 36, p. 617). Was die Beziehungen des Palatinums zu Ersatzknochen anlangt, so vermag ich in dieser Hinsicht nur auf das hinzuweisen, was oben über das topographische Verhalten zum Knorpelschädel gesagt wurde: das hintere Ende des Palatinums legt sich der Ventralfläche der Ala temporalis, das vordere dem Ventralrand der Nasenkapselseitenwand an.

Eine besondere Beachtung verdient noch das Verhalten der Pars horizontalis des Palatinums zu der Ala temporalis und dem Cavum epiptericum. Anfangs liegt das Palatinum nur in geringer Breite der Unterfläche der Ala temporalis (hauptsächlich dem Proc. pterygoideus) an und springt vor derselben mit seinem verdickten lateralen Rande nur wenig über die Anlagerungslinie des Parasphenoids nach der Seite vor (vergl. Taf. LXIX, Fig. 7 und Taf. LXXIII, Fig. 24). Im Laufe der weiteren Entwickelung dehnt es sich auch lateralwärts weiter aus, deckt die Unterfläche der Ala temporalis in grösserer Breite und verdickt sich auch längs des medial-vorderen Randes der Ala, deren vorderster Ausläufer (Processus anterior) so in eine Rinne am lateralen Rande des Palatinums zu liegen kommt (cf. Textfig. 45, p. 628). Eine Verbreiterung des Palatinums in lateraler Richtung erfolgt aber auch in dem Gebiet vor der Ala temporalis, wo das Palatinum mit seinem seitlichen Randbezirk, der über die Anlagerungsstelle des Parasphenoids hinaus vorspringt, einen schmalen Boden unter dem Cavum epiptericum bildet (s. Textfig. 45, p. 628). Da dieser Raum später einen Theil des definitiven Cavum cranii bildet, so erklärt sich die Antheilnahme, die das Palatinum im ausgebildeten Schädel

an der Zusammensetzung des Bodens der Schädelhöhle besitzt. Ob dieser Antheil noch dadurch vergrössert wird, dass ein Theil der Ala temporalis der Resorption anheimfällt, steht dahin (cf. p. 649). Die Rinne, die auch das ausgebildete Palatinum an der lateralen Kante der Pars horizontalis zeigt (Textfig. 45), und die manchmal noch von einem dünnen Knochenblatt überbrückt wird, kann wohl nicht anders gedeutet werden als so, dass sie dem Sulcus entspricht, dem sich am Beuteljungenschädel der Processus anterior der Ala temporalis einlagerte. Ihr Fortbestehen am ausgebildeten Palatinum lässt die Vermuthung entstehen, dass am ausgebildeten Schädel der lateral-vordere Theil der Ala temporalis knorpelig erhalten bleibe (cf. p. 649).

Die Pars perpendicularis des Palatinums erleidet viel geringere Veränderungen als die Pars horizontalis. Ausser der Lamelle, die sich auf die Aussenfläche der Nasenkapselseitenwand legt, bildet sich bald (Stadium 48) noch eine zweite, die sich der Innenfläche der genannten Wand anlegt (Taf. LXXIII, Fig. 26). Beide Lamellen, die Lamina lateralis und die Lamina medialis, fassen so zwingenartig die untere Randpartie der Nasenkapselseitenwand zwischen sich. Die Lamina medialis bleibt immer sehr niedrig; die Lamina lateralis aber wächst in den späteren Beuteljungenstadien etwas weiter an der Paries nasi in die Höhe, um endlich den unteren Rand der Pars orbitalis des Frontale zu erreichen und sich mit diesem zu verbinden. Noch auf Stadium 51a waren aber beide genannte Knochen durch einen grösseren Zwischenraum von einander getrennt.

Schon bei seiner ersten Entstehung umschliesst das Palatinum mehrere Nerven: Aeste des N. maxillaris superior und des Ggl. sphenopalatinum. Der Knochen enthält demnach frühzeitig einen Kanal, Canalis palatinus s. pterygopalatinus, der von lateral her zugänglich bleibt und sich ventralwärts durch die Pars horizontalis öffnet. Die lateralen Zugangsöffnungen sind das vordere Foramen sphenopalatinum und das hintere Foramen pterygopalatinum; beide waren schon auf Stadium 46 durch eine dünne Knochenbrücke von einander getrennt, dagegen auf Stadium 48a noch vereinigt (Taf. LXX, Fig. 9). Die späteren Stadien zeigen sie stets getrennt (Textfig. 57, p. 651). Das vordere stellt anfangs nur eine Incisura sphenopalatina dar, die ihren dorsalen Abschluss erst durch den Ventralrand der Seitenwand der Nasenkapsel erhält, wird aber später auch dorsal knöchern umrandet. Es führt ausserdem nicht nur in den Canalis pterygopalatinus des Palatinums selbst, sondern auch durch einen kurzen Canalis sphenopalatinus zwischen dem unteren Rande der Nasenkapselseitenwand und dem Palatinum in die Nasenhöhle. Auf diesem Wege gelangt der N. nasalis posterior des Maxillaris in die Nasenhöhle, während durch den Canalis pterygopalatinus hindurch Nn. palatini an die Gaumenschleimhaut gelangen. Zu ihrem Austritt aus dem Palatinum fand sich auf den jüngeren Stadien (46, 48a) nur ein grosses Foramen palatinum commune in der Horizontalplatte des Gaumenbeins; das älteste untersuchte Beuteljungenstadium (51a) zeigte drei solcher Foramina (For. palatinum anterius, medium, posterius). Zwischen der Zwei- und Dreizahl der Foramina palatina scheinen Schwankungen vorzukommen.

Endlich ist noch eine Besonderheit zu erwähnen, die das Palatinum von *Echidna* mit einigen anderen Deckknochen (Parasphenoid, Dentale) theilt: es tritt nämlich schon frühzeitig in innige Berührung mit dem Knorpel des Primordialcraniums. Schon das Stadium 46 zeigt den Knochen eine Strecke weit in directer Beziehung mit dem unteren Rand der Nasenkapselseitenwand, ohne trennendes Bindegewebe (Taf. LXXIII, Fig. 26, von Stadium 48). Ein Zerfall des Knorpels war unter dem Knochen auch auf Stadium 51a noch nicht zu constatiren; es ist aber wohl anzunehmen, dass er später eintritt und dass an dieser Stelle überhaupt sich die Processe weiter abspielen, die sonst unter perichondralen Knochenlamellen am Knorpel beobachtet werden. Wahrscheinlich erfolgt also auch hier nicht erst eine secundäre Verschmelzung des Palatinums mit der bereits völlig verknöcherten Nasenkapsel, sondern die Ossification der letzteren geht bereits im Anschluss an das Palatinum vor sich.

Die Knochenlamelle, die VAN BEMMELEN als Ala temporalis (Schläfenflügelchen) des Palatinums bezeichnet, gehört offenbar nicht dem Palatinum an und wurde schon an anderer Stelle (p. 696) behandelt.

Allgemeine Bemerkungen. In der allgemeinen Gestaltung, die eine Pars horizontalis und eine Pars perpendicularis zu unterscheiden erlaubt, stimmt das Palatinum von *Echidna* mit dem anderer Säuger überein. Das wichtigste Merkmal, in dem es sich von diesem unterscheidet, ist seine Betheiligung an der Bildung des Bodens des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube. Das hängt zusammen damit, dass das Raumgebiet, das diesen Abschnitt der definitiven Schädelhöhle bildet, wie bei allen Säugern aus einem ursprünglich neben dem primordialen Cavum cranii gelegenen Raum hervorgeht, einem Raum, der sich bei den meisten Säugern auf das über dem Basaltheil der Ala temporalis gelegene Gebiet beschränkt, bei *Echidna* aber sich weiter nach vorn hin über das Palatinum erstreckt (s. p. 705). Eine weitere Besonderheit ist die starke Verlängerung der Pars horizontalis nach hinten hin, die es bedingt, dass das Parasphenoid, das als mediale Lamelle des Keilbein-Flügelfortsatzes bei den viviparen Säugern meist leicht gesehen werden kann, bei *Echidna* in ganz versteckte Lage kommt. Ueber diese starke Verlängerung des harten Gaumens hat bereits VAN BEMMELEN gehandelt. In dem Verhalten der verschiedenen Foramina und Kanäle (For. sphenopalatinum, Canalis sphenopalatinus, For. pterygopalatinum, Canalis pterygopalatinus, Foramina palatina) gleicht das Gaumenbein von *Echidna* im Wesentlichen dem der anderen Säuger; dass die mit „pterygo"-gebildeten Bezeichnungen, streng genommen, nicht stimmen, ist klar, sie müssen als Nomina appellativa aufgefasst werden. Sehr gering ausgedehnt ist im Verhältniss zu viviparen Säugern die Pars perpendicularis des *Echidna*-Palatinums. Nicht uninteressant ist, dass an ihr zwei Lamellen, eine mediale und eine laterale, zu unterscheiden sind, und dass die letztere die ausgedehntere ist. Beim Menschen legt sich, wie schon DURSY (1869) festgestellt hat, die Pars perpendicularis des Palatinums lediglich an die mediale Wand der Nasenkapselseitenwand und trennt so von dieser die untere und mittlere Muschel ab. Bei *Echidna* ist gerade diese an der Innenwand der Paries nasi gelegene Lamelle sehr gering entwickelt. Ihr Verhalten in der Säugerreihe verdiente wohl genauere Untersuchung.

Pterygoid.

Gang der Entwickelung. Das Pterygoid tritt als letzter von allen Deckknochen auf; erst das Stadium 50 (das etwas jüngere Verhältnisse zeigt als 49) lässt es deutlich erkennen. Es entsteht als Deckknochen an der Ventralfläche des hinteren Theiles der Ala temporalis, hinter dem Palatinum, und dehnt sich im Laufe der weiteren Entwickelung von hier aus nach rückwärts an die Unterfläche der Pars cochlearis der Ohrkapsel aus, von der es jedoch in der Hauptsache durch den M. tensor tympani getrennt bleibt, so dass es sich nur in einem beschränkten Gebiete mit ihr direct berührt. Der Knochen liegt anfangs fast ganz caudal von dem Palatinum und deckt mit seinem Vorderrand den Hinterrand des letzteren nur ganz wenig von der Ventralseite (Textfig. 36, p. 617). In Folge des Wachsthums beider Knochen vergrössern sich auch die Randpartien, mit denen sie sich decken; am erwachsenen Schädel giebt somit die schräg verlaufende Sutura palato-pterygoidea nur den Vorderrand des Pterygoids an, während der Hinterrand des Palatinums dorsal davon verborgen liegt. Ausser mit dem Palatinum tritt das Pterygoid noch in Verbindung mit dem Parasphenoid, das sich an der Schädelbasis über die Dorsalfläche des Palatinums hinweg nach hinten ausdehnt, bis es mit seinem hintersten Ende auf die Dorsalfläche des Pterygoids gelangt, dieses von der Unterfläche der Cochlearkapsel abdrängend (Textfig. 44, p. 628).

Endlich erlangt das Pterygoid noch Verbindungen mit dem Tympanicum und dem Goniale (Taf. LXXV, Fig. 37). Die Annäherung an diese beiden Deckknochen, die in der Nachbarschaft des MECKEL'schen Knorpels seitlich von der Cochlearkapsel entstehen, erfolgt durch das Vorwachsen des Pterygoids in caudaler Richtung.

Schon das Stadium 49 zeigt den hinteren Abschnitt seines Seitenrandes in geringer Entfernung medial von beiden genannten Knochen; später bildet sich dann die innige Aneinanderlagerung aus, die die drei Knochen am erwachsenen Schädel zeigen.

Eine besondere Wichtigkeit erlangt das Pterygoid noch dadurch, dass es am erwachsenen Schädel den Boden des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube bilden hilft. Diese Beziehung kommt dadurch zu Stande, dass sich der Knochen an der Basis des Cavum epiptericum bildet, das am erwachsenen Schädel zum Seitentheil der mittleren Schädelgrube wird. Schon auf Stadium 49 beobachtet man, dass das Pterygoid mit seinem lateralen Rande unter der Ala temporalis lateralwärts vorspringt und so wenigstens mit einer schmalen Randpartie den Boden des Cavum epiptericum bilden hilft. An diesem Rande befestigt sich hinter dem R. mandibularis Trigemini die Membrana spheno-obturatoria, die das Cavum epiptericum aussen abschliesst (Textfig. 36, p. 617). Demnach verbindet sich auch die aus ihrer Ossification hervorragende Lamina spheno-obturatoria mit dem Pterygoid hinter dem Foramen pseudoovale (für den V, 3), dessen Ventralrand durch das Pterygoid gebildet wird. Die Partie des Knochens, die am Boden des Cavum epiptericum liegt, verbreitert sich im Laufe der Entwickelung noch mehr, und im erwachsenen Schädel ist der Antheil, den das Pterygoid an der Herstellung des Schädelbodens nimmt, sogar recht beträchtlich. In der Hauptsache ist auch das wohl so zu erklären, dass das Pterygoid noch in späten Stadien sich sehr beträchtlich verbreitert, während die Ala temporalis im Wachsthum zurückbleibt. Doch dürfte ein Theil der Ala temporalis auch wirklich wieder reducirt werden (s. p. 649). Die starke Verbreiterung des Pterygoids in den späten Stadien ist wohl nur eine Theilerscheinung der starken lateralen Ausdehnung, die die ganze mittlere Schädelgrube überhaupt erfährt, und die vielleicht mit der starken caudalen Entfaltung der Nasenhöhle zusammenhängt (s. p. 758).

Zwischen dem Pterygoid und dem Petrosum bleibt auch im erwachsenen Schädel eine Fissura petropterygoidea als Communication zwischen der Paukenhöhle und der mittleren Schädelgrube bestehen. Ihr Zustandekommen verdankt sie dem ausgedehnten Ganglion oticum, das in Beuteljungenstadien sich hier aus dem Cavum epiptericum rückwärts an den Lateralumfang der Schneckenkapsel erstreckt (s. p. 629 und 662).

Allgemeine Bemerkungen. Die Homologie des *Echidna*-Pterygoids mit dem Reptilien-Pterygoid und seine Verschiedenheit von dem früher als Pterygoid aufgefassten Knochen des Säugerschädels (dem Parasphenoid) habe ich schon an anderem Orte (1905a) eingehend begründet, und ich habe dem früher Gesagten nichts hinzuzufügen.

Höchstens wäre bezüglich des etwaigen Vorkommens des echten (Reptilien-)Pterygoids noch bei anderen Säugern als den Monotremen zu bemerken, dass etwas Sicheres darüber auch jetzt noch nicht feststeht. In meiner früheren Mittheilung hatte ich bemerkt, es sei „nicht ganz unmöglich", dass durch den Nachweis eines echten Pterygoids bei *Echidna* das Entotympanicum, das von einigen Säugern beschrieben ist, seine Erklärung finde, und hatte die Nothwendigkeit betont, das Entotympanicum unter Berücksichtigung der angedeuteten Möglichkeit besonders zu untersuchen. van Kampen, der sich hierüber kürzlich (1905) geäussert hat, glaubt nicht, dass das Entotympanicum bei den niederen Vertebraten einen Vorläufer habe, hält es vielmehr für eine in der Klasse der Säuger entstandene Bildung. Da ich das Entotympanicum bisher nicht selbst untersucht habe, so habe ich auch keinen Grund, an der Anschauung eines so gründlichen und umsichtig überlegenden Forschers wie van Kampen zu zweifeln, nur möchte ich hier nochmals ganz besonders betonen, dass ich nicht etwa die „Hypothese" aufgestellt habe, das Entotympanicum sei das Pterygoid, sondern nur die Nothwendigkeit hervorhob, das Entotympanicum unter Berücksichtigung der Möglichkeit, dass es das Pterygoid sein könne, zu untersuchen. Dieser Hinweis war aber unter allen Umständen vollauf berechtigt.

Wenn das Pterygoid bei den niederen Vertebraten an der Begrenzung des Cavum cranii gänzlich unbetheiligt ist, bei den Säugern aber den Boden des letzteren bilden hilft, so erklärt sich das, wie schon

ausführlich behandelt worden ist, aus der Lage des Pterygoids am Boden des Cavum epiptericum, das bei den Säugern dem definitiven Schädelcavum einverleibt wird. Gerade in diesem Punkte zeigt aber *Echidna* die einseitig selbständige Entwickelung, die sie sogar von *Ornithorhynchus* entfernt. Denn bei dem letzteren nimmt das Pterygoid an der Bildung des Schädelbodens nicht Theil, sondern bleibt nur in rudimentärer Form und beweglich dem lateralen Rande des hintersten Palatinumabschnittes angeschlossen, wie das ja Van Bemmelen sehr ausführlich dargestellt hat. Der Grund dafür liegt wohl in der stärkeren Verbreiterung der Schädelhöhle bei *Echidna*. Wie dieses Moment es zu erklären vermag, dass bei *Echidna* der Canalis temporalis enger ist als bei *Ornithorhynchus* (s. Squamosum), so liegt in ihm auch der Schlüssel zu dem Verständniss dafür, dass das Pterygoid bei *Echidna* mit zur Herstellung des Schädelbodens, der ja eine viel grössere Breite haben muss als bei *Ornithorhynchus*, Verwendung findet. Die geringere Breitenentwickelung des Gehirns bei *Ornithorhynchus* lässt eine Herbeiziehung des Pterygoids zu dieser Verwendung überflüssig erscheinen, und so wird letzteres überhaupt entwerthet und tritt nur in losen Verband mit dem übrigen Schädel, indem es dem Lateralrand des Palatinums angeschlossen bleibt. Diese Betrachtung erscheint mir wichtiger als die der verschiedenen Art der Gaumenbildung bei *Echidna* und *Ornithorhynchus*, auf die Van Bemmelen Werth legt. Von einer Betheiligung des Pterygoids an der Gaumenbildung kann man ja auch bei *Echidna*, streng genommen, nicht reden; den eigentlichen „Gaumen" bilden auch hier nur die Maxillaria und die Palatina.

Durch die Verwendung bei der Herstellung des Schädelbodens ist das Pterygoid von *Echidna* vor dem Untergang bewahrt geblieben; es könnte nicht ohne weiteres wegfallen, ohne dass die Continuität der Schädelwände eine schwere Einbusse erlitte. Darin zeigt sich die frühe Isolirung der Echidniden vom Säugerstamm. Bei allen anderen Säugern kommt die Bildung des Bodens des Cavum epiptericum ohne Betheiligung des Pterygoids zu Stande, vor allem durch den basalen Theil der Ala temporalis. Welches die Momente für diese Divergenz der Entwickelung waren, lässt sich mit Sicherheit noch nicht sagen; immerhin kann man eine Hypothese aufstellen. Die starke Verbreiterung des Schädelcavums bei *Echidna* beruht ja wohl nicht so sehr auf einer besonders starken Entwickelung des Gehirnes, als auf der Raumbeengung, die durch die stark vergrösserte Nasenhöhle bedingt ist. Die mächtige Entfaltung der Nasenhöhle muss erfolgt sein zu einer Zeit, als das Pterygoid noch vorhanden war, also sehr frühzeitig in der Stammesgeschichte der Säuger. Daher die Verwendung des Pterygoids zur Bildung des Schädelbodens. Anders bei den anderen Säugern. Hier unterblieb die starke Entfaltung der Nasenhöhle in caudaler Richtung auf so früher Stufe, und so trat auch jene Raumbeengung nicht ein. Bei der Einbeziehung des Cavum epiptericum in den Schädelraum war daher zunächst eine so starke Verbreiterung nicht nöthig; die Ala temporalis genügte, um den Boden des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube zu bilden. Für das Pterygoid blieb damit keine Verwendung, und so kam es in Wegfall. Eine nunmehr nöthige Verbreiterung des Schädelbodens, wie sie in der aufsteigenden Säugerreihe durch die allmähliche Vergrösserung des Gehirns bedingt war, konnte dann natürlich auch nur unter Grössenzunahme der Ala temporalis erfolgen.

Tympanicum.

Gang der Entwickelung. Das Tympanicum ist ein Deckknochen, der von Anfang an topographische Beziehungen zum Meckel'schen Knorpel erkennen lässt. Er entsteht ventral von demselben, in kurzer Entfernung vor seinem Gelenkende, als schmale dünne Knochenspange, die schon auf Stadium 46 eine nach hinten offene Krümmung zeigt. Auf die Form des ausgebildeten Tympanicums bezogen, sind es der vordere, ziemlich geradlinig verlaufende Schenkel und die vordere Hälfte des ventralen Schenkels, die zuerst auftreten (Textfigg. 17, 18, p. 578). Im Laufe der weiteren Entwickelung wächst dann der vordere

Schenkel an seinem nach hinten und oben gerichteten Ende weiter aus, vor allem aber verlängert sich der ventrale Schenkel nach hinten hin und krümmt sich dann nach lateral-aufwärts, so dass die Form des hinten-oben offenen Ringes zu Stande kommt, die der ausgebildete Anulus zeigt. Hierzu wäre nur noch zu bemerken, dass, wie lange bekannt, der Anulus tympanicus von *Echidna* nicht vertical steht, sondern fast in einer horizontalen, nur wenig von aussen-oben nach innen-unten geneigten Ebene liegt, so dass der „ventrale“ Schenkel de facto viel mehr ein medialer Schenkel ist, und der vordere und hintere Schenkel vor allem in medial-lateraler Richtung verlaufen und nur wenig in dieser Richtung aufsteigen. Diese Lage des Tympanicums in einer fast horizontalen Ebene ist schon von vornherein zu constatiren (s. z. B. die Abbildung des Modells Taf. LXIX, Fig. 7). Schon auf Stadium 46 liegt der vordere Schenkel des Tympanicums nahe dem am medialen Umfang des Meckel'schen Knorpels auftretenden Goniale (Taf. LXXIII, Fig. 21); mit zunehmender Vergrösserung nähern sich beide Knochen noch mehr an einander, wie sie ja auch am erwachsenen Schädel, wo das Goniale zum Processus anterior (Folii) des Hammers geworden ist, sich eng an einander lagern. Die nachbarliche Beziehung des Tympanicums zum Pterygoid, die der ausgebildete Schädel zeigt, bildet sich dagegen erst später aus (von Stadium 49 an), wie denn überhaupt das Pterygoid erst sehr spät auftritt (s. Pterygoid). Auch auf dem ältesten Beuteljungenstadium (51 a) endete der ventrale (mediale) Schenkel des Tympanicums noch hinten frei; es muss also später noch eine weitere Verlängerung desselben in lateral-dorsaler Richtung und seine Anlagerung an das Petrosum erfolgen. Eine Verbreiterung erfolgt aber nicht, der Knochen bleibt auf dem Zustand eines schmalen Ringes stehen. — Schon von Stadium 46 ab zeigt endlich das Tympanicum eine charakteristische Lagebeziehung zu der dünnen trennenden Bindegewebsschicht zwischen der lateralen Wand des tubotympanalen Raumes und dem medialen Abschnitt der soliden Epithelmasse, aus der der Meatus acusticus externus hervorgeht. Das Tympanicum umzieht jene trennende Bindegewebsschicht, die die Anlage des Trommelfelles darstellt, von vorn und medial-ventral (Textfigg. 17, 18, p. 578; Taf. LXXII, Figg. 19, 20); bei seiner weiteren Vergrösserung wächst der ventrale Schenkel immer am ventral-lateralen Umfang des tubotympanalen Raumes weiter nach hinten. Das letzte untersuchte Beuteljungenstadium (51 a) zeigt den äusseren Gehörgang noch als ganz solide Zellmasse, den tubotympanalen Raum deutlich in ein Cavum tympani und eine Tuba auditiva differenzirt (Textfig. 44, p. 628). Der ventrale Schenkel des Tympanicums zieht am ventralen Umfang der tympanalen Tubenmündung vorbei und endet frei am hinteren Theil des Cavum tympani.

Allgemeine Bemerkungen. Bezüglich der Frage nach der Homologie des Tympanicums, die bekanntlich noch durchaus nicht geklärt ist, möchte ich hier nur kurz bemerken, dass mir die neuerdings (1904, 1905) von van Kampen aufgestellte Anschauung, nach der das Tympanicum auf einen Deckknochen des Unterkiefers der niederen Wirbelthiere zurückgeführt werden müsse, bei näherer Ueberlegung immer mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Die von mir bisher vertretene Ansicht, dass das Tympanicum der Säuger dem Paraquadratum der Amphibien (d. h. dem Quadratojugale der Reptilien) entspreche, hat, wie van Kampen ganz richtig hervorhebt, das Missliche, dass man dabei eine sehr beträchtliche Verschiebung des Paraquadratums gegenüber dem Quadratum (dem Amboss) annehmen muss, da ja das Tympanicum ventral vom Meckel'schen Knorpel, also in grösserer Entfernung von dem Amboss, entsteht. Unmöglich wäre eine solche Verschiebung aber natürlich nicht; die topographischen Beziehungen der Deckknochen zu primordialen Skelettheilen sind nicht unveränderlich, und in der Grössenreduction des Quadratums und seiner Umbildung zum Amboss könnten wohl die Ursachen für eine solche Lösung der ursprünglichen Beziehungen gesehen werden. Aber die van Kampen'sche Vorstellung, nach der als Vorläufer des Tympanicums ein Unterkieferdeckknochen, vielleicht das Supraangulare, vielleicht auch das Angulare, in Betracht käme, ist mir jetzt doch wahrscheinlicher. Eine genauere Prüfung wird vor allen Dingen die verschiedenen

Formen der Paukenhöhle und des Trommelfelles mit einander zu vergleichen haben. Ich habe schon früher (1899) den Gedanken geäussert, dass wohl die drei Formen des Trommelfelles, die wir in der Reihe der terrestrischen Wirbelthiere finden, das der Anuren, Sauropsiden und Mammalia, nicht unter einander gleichwerthig sind und nicht sich direct an einander anschliessen, sondern als Parallelbildungen betrachtet werden müssen, „die sich selbständig zur definitiven Vollendung ausgebildet haben, von einem gemeinsamen indifferenten Ausgangszustand aus, in dem zwar eine Paukenhöhle bestand, das zwischen ihr und der Haut gelegene Substanzgebiet aber noch nicht zu einer schwingungsfähigen Membran verdünnt war" (1899, p. 1146). Diese Vorstellung, zu der ich auf Grund theoretischer Erwägungen gelangte, hat seitdem durch Thatsachen, die Drüner (1903) kennen lehrte, bereits sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen, und ich meine, dass ihre weitere Verfolgung die nächste und wichtigste Aufgabe ist, von deren Lösung ein Fortschritt auf dem Gebiet des Gehörknöchelchenproblems und aller damit zusammenhängenden Fragen, also auch der nach der Natur des Tympanicums, erwartet werden darf. Wenn sich nachweisen liesse, dass die Paukenhöhle der Säuger in ihrer Ausdehnung gar nicht mit der der Sauropsiden übereinstimmt, und dass eben hierauf die verschiedene Lage des Trommelfelles zum Meckel'schen Knorpel beruht (— dorsal von demselben bei Sauropsiden, ventral von ihm bei Säugern —), so würden damit die meisten Schwierigkeiten, die die Reichert'sche Gehörknöchelchentheorie bietet, beseitigt und die Ausbildung eines Unterkieferdeckknochens zum Tympanicum verständlich werden.

Verglichen mit dem Tympanicum der meisten anderen Säuger, bleibt der Knochen bei *Echidna* gewissermaassen zeitlebens auf embryonalem Zustand stehen. Die Form eines schmalen Ringes, die er beibehält, ist dann auch der Grund dafür, dass die „Paukenhöhle" am knöchernen Schädel nur eine flache, freiliegende Grube (Fossa tympanica) darstellt.

Goniale.

Gang der Entwickelung. Das Goniale tritt auf Stadium 46 als kleiner Belegknochen am medialen Umfang des Meckel'schen Knorpels vor dem proximalen Ende desselben auf (Taf. LXXIII, Fig. 21). Bis zu dem letzten untersuchten Stadium (51 a) ist sein Wachthum nicht bedeutend, dagegen zeigt es eine andere sehr wichtige Weiterbildung: es tritt in engere Beziehungen zum Meckel'schen Knorpel. Dies zeigt sich zuerst auf Stadium 49 darin, dass das hintere Ende des Knochens in eine dem Meckel'schen Knorpel direct anliegende (perichondrale) Knochenlamelle übergeht. Wie schon bei der Darstellung der Hammerentwickelung gesagt wurde, zeigt diese Lamelle, trotzdem sie schon mit dem Goniale zusammenhängt, doch eine gewisse Selbständigkeit und dehnt sich dann weiter am Meckel'schen Knorpel aus, der unter ihr zerfällt (Stadium 51 a). So hat es den Anschein, als ob von ihr aus die ganze Ossification des Hammers erfolgte. An dem letzteren bildet das Goniale dann den Processus anterior s. Folii, dessen Vereinigung mit dem Ersatzknochenantheil des Hammers somit sehr frühzeitig erfolgt.

Allgemeine Bemerkungen. Zunächst habe ich hier den Namen Goniale zu rechtfertigen. Ich bilde denselben von γωνία Winkel (z. B. in „Goniometer" verwendet) als griechische Uebersetzung von Angulare. Die Nothwendigkeit, einen neuen Namen zu haben, begründete ich in meinem Genfer Vortrag (1905 c) durch den Nachweis, dass der Processus anterior s. Folianus des Hammers der Säuger nicht, wie bisher geglaubt wurde, auf das Angulare der Saurier, sondern auf einen anderen Deckknochen des Saurier-Unterkiefers zurückzuführen sei, der schon frühzeitig mit dem Articulare verschmilzt und daher früher gar nicht als selbständiges Element erkannt worden war. Um wenigstens einen Namen für dies Gebilde zu haben, nannte ich es Postoperculare, da es am Saurier-Unterkiefer hinter dem Cuvier'schen Operculare liegt, das dann als Praeoperculare zu bezeichnen wäre. Diese Nomenclatur habe ich dann auch in

HERTWIG's Handbuch verwendet. Dass sie nicht besonders schön und auch nicht besonders zweckmässig sei, da sie an Stelle einer alten CUVIER'schen Bezeichnung (Operculare) eine neue (Praeoperculare) setzte, sagte ich mir aber schon damals und so bezeichnete ich denn den Namen Postoperculare nur als einen provisorischen. Ich möchte mir nun erlauben, die Bezeichnung Goniale dafür als definitive vorzuschlagen.

Dass der Name nur eine griechische Uebersetzung des alten „Angulare" ist, ist dabei wohl beabsichtigt, denn es scheint mir, dass bisher unter dem Namen Angulare zwei ganz verschiedene Dinge bezeichnet worden sind: das Amphibien-Angulare und das Reptilien-Angulare. Vorbehaltlich weiterer Untersuchungen glaube ich Grund zu der Vermuthung zu haben, dass der Knochen, der bei den Amphibien als Angulare bezeichnet wird, nicht dem Reptilien-Angulare entspricht, sondern eben jenem Knochen, der bei den Reptilien früher übersehen wurde, weil er frühzeitig mit dem Articulare verschmilzt, und der bei den Säugern zum Processus Folianus des Hammers wird. Für diesen brauche ich jetzt den Namen Goniale. Das Angulare der Reptilien ist dann eine neue, bei Amphibien bisher nicht nachgewiesene Bildung.

Die Homologie des Deckknochens, aus dem bei den Säugern der Proc. Folianus mallei wird, mit dem Goniale der Saurier wurde von mir früher (1905 c, in dem Genfer Vortrag) begründet. Ich wies damals schon auf die Uebereinstimmung hin, die beide Skeletstücke darin zeigen, dass sie frühzeitig mit dem ossificirenden Gelenkstück des MECKEL'schen Knorpels verschmelzen. Der Hammer mit dem Proc. Folianus bildet ebenso ein einheitliches Skeletstück wie das Articulare mit dem Goniale. Und auch in der Art, wie dieser Zusammenhang hergestellt wird, scheint mir — soweit ich aus einer bisher nur flüchtigen Durchsicht einiger *Lacerta*-Serien erkennen kann — eine Uebereinstimmung zu herrschen; auch bei *Lacerta* liegt das Goniale zuerst als richtiger Deckknochen medial vom MECKEL'schen Knorpel, während es in älteren Serien mit seinem hinteren Ende in perichondrale Lagerung gelangt ist, d. h. dem MECKEL'schen Knorpel ohne trennende Bindegewebsschicht eng anliegt. Genauer wird das noch zu verfolgen sein. Jedenfalls kann an der Homologie des Processus Folianus der Säuger mit dem Goniale der Reptilien wohl kaum ein Zweifel sein, und die weitgehende Uebereinstimmung beider Gebilde ist eine wichtige Stütze für die Auffassung, dass der Hammer der Säuger aus dem Articulare der Reptilien hervorgegangen ist.

Gegenüber *Ornithorhynchus* zeigt *Echidna* einen Unterschied darin, dass bei der erstgenannten Form das Goniale von der Chorda tympani durchbohrt wird, bei *Echidna* nicht. Ich kenne die Verhältnisse bei *Ornithorhynchus* nicht aus eigener Anschauung und kann daher über die specielle Art der Durchbohrung durch die Chorda nichts aussagen. Dass bei manchen Säugern der Proc. Folianus durch die Chorda in ganz ähnlicher Weise durchbohrt wird wie das Goniale der Saurier, habe ich auch schon früher (1905 c) unter den Indicien angeführt, die zu Gunsten der Homologien: Proc. Folianus = Goniale, Haupttheil des Malleus = Articulare, sprechen. Die Durchbohrung durch die Chorda erscheint nach dieser Auffassung als der ursprüngliche Zustand, den sich der Processus Folianus des Säugerhammers in mehreren Fällen bewahrt hat. *Ornithorhynchus* würde also in diesem Punkte sich primitiver verhalten als *Echidna*.

Mandibula (Dentale) und Kiefergelenk.

Gang der Entwickelung.

Mandibula. Auch die Mandibula gehört zu den früh auftretenden Knochen und ist bereits auf Stadium 45 in ziemlicher Ausdehnung vorhanden. Sie entsteht als Deckknochen dorsal-lateral vom MECKEL'schen Knorpel, von dem letzteren ursprünglich überall durch Bindegewebe getrennt und ohne jede genetische Beziehung zu ihm, zugleich lateral von dem längs des MECKEL'schen Knorpels nach vorn verlaufenden Abschnitte des N. alveolaris inferior (Textfigg. 16—25; p. 578—580). Schon Stadium 45 zeigt den Knochen rostralwärts bis in die Nähe des vorderen, caudalwärts bis in die des proximalen Endes des MECKEL'schen Knorpels reichend, zunächst nur in Form eines einfachen dünnen und schmalen Streifens, an dessen mediale

Fläche sich der N. alveolaris inferior eine Strecke weit anlegt. In der Folge verlängert sich der Knochen an seinen beiden Enden und umwächst ausserdem den Nerven eine Strecke weit vollständig, wobei er zugleich engere Beziehungen zu dem MECKEL'schen Knorpel gewinnt. Das Wachsthum am rostralen Ende erfolgt direct nach vorn hin längs des lateralen Umfanges des MECKEL'schen Knorpels, den der Knochen bereits auf Stadium 46 etwas überragt; am caudalen Ende verlängert er sich unter Aenderung der ursprünglichen Richtung dorsal- und lateralwärts gegen das Squamosum hin. Dieser aufsteigende hintere Theil setzt sich als Ramus unter stumpfem Winkel gegen das zuerst entstandene Corpus ab (Taf. LXXI, Figg. 13, 14). Die Form des letzteren zeigt sich schon auf Stadium 46 erheblich weiter ausgebildet: der Knochen hat den N. alveolaris inferior eine Strecke weit umwachsen und sitzt mit diesem Abschnitt dem MECKEL'schen Knorpel dorsal und lateral kappenförmig auf (Taf. LXXIV, Figg. 27, 28, 31, 32). Ob diese Vergrösserung des Knochens nur durch Weiterwachsen der ursprünglichen Lamelle zu Stande kommt, oder ob dabei auch neue Ossificationscentra auftreten, muss mangels der in Betracht kommenden Zwischenstadien unentschieden bleiben. Die Umschliessung des Alveolarnerven und damit die Bildung des Canalis mandibulae erfolgt zuerst auf eine kurze Strecke in dem Gebiet caudal von dem Hinterrand der Synchondrose, die schon auf Stadium 46 beide MECKEL'sche Knorpel vereinigt; von hier aus setzt sich jener Vorgang dann noch weiter rostral- und caudalwärts fort. Bei der Verlängerung in caudaler Richtung erfolgt zuerst die Bildung einer Knochenspange, die im Anschluss an die bereits vorhandene mediale Kanalwand caudalwärts vorwächst, dem dorsalen Umfang des MECKEL'schen Knorpels aufliegend und am medial-ventralen Umfang des N. alveolaris inferior. Eine selbständige Entstehung dieser Spange wurde nicht constatirt. Durch die Rückwärtsverlängerung des Canalis mandibulae wird auch die hintere Zugangsöffnung desselben, das Foramen mandibulare posterius, etwas weiter caudalwärts verschoben. Austrittsöffnungen aus dem Kanal bilden sich drei: For. mandibulare medium, For. mandibulare anterius superius und For. mandibulare anterius inferius. Das For. mandibulare medium bildet sich in der Seitenwand des Mandibularkanales in der Höhe des Hinterrandes der Synchondrose zwischen beiden MECKEL'schen Knorpeln. Hier giebt der R. alveolaris inferior einen lateral verlaufenden Ast ab, hinter dem sich auf Stadium 45 das vordere Ende der Mandibula findet, und den der Knochen bei seinem weiteren Vorwärtswachsen umschliesst. In der gleichen Gegend findet sich auf Stadium 46 und selbst noch auf Stadium 48 auch das vordere Ende des Kanales, aus dem der N. alveolaris inferior heraustritt, um zunächst noch eine Strecke weit zwischen Knorpel und Knochen weiter zu verlaufen, ehe er in einen ventralen und einen dorsalen Ast getheilt zwischen beiden Gebilden hervortritt. Dies ändert sich von Stadium 49 an. Der Knochen umwächst auch noch das vorderste Ende des Nerven und schliesst seine beiden Endäste in besondere Foramina ein, das For. mand. anterius superius und das For. mand. anterius inferius. Alle die genannten vier Foramina mandibularia sind auch am erwachsenen *Echidna*-Unterkiefer aufzufinden (s. p. 664).

Von den sonstigen Veränderungen, die der Knochen im Laufe der Entwickelung erfährt, mögen zuerst die am Körper-Abschnitt erledigt werden. Das Verhältniss, in dem sich dieser Abschnitt zum MECKEL'schen Knorpel befindet, erfährt, namentlich von Stadium 49 ab, eine bemerkenswerthe Aenderung. Der Knochen, der dem Knorpel anfangs in der Hauptsache dorsal aufsass, senkt sich mehr an den lateralen Umfang desselben herab, indem er sich gleichzeitig derartig dreht, dass seine früher dorsale Kante jetzt mehr lateralwärts blickt (Textfigg. 47—50, p. 630, 631). Worauf diese Drehung, die für das erwachsene Thier so charakteristisch ist, beruht, war nicht genau festzustellen, wahrscheinlich hängt sie mit der starken Ausweitung des Schädels und der dadurch bedingten Verbreiterung der Schädelbasis zusammen, die dem Unterkiefer zur Anlagerung dient. Aber auch das einfache Deckknochenverhältniss, in dem sich die Mandibula zum MECKEL-schen Knorpel anfangs befindet, erfährt in dem vorderen Abschnitt des Knochens vom Stadium 49 ab eine Ver-

änderung, die zugleich in Zusammenhang steht mit der Ausbildung zweier intermandibularer Verbindungen zwischen den beiderseitigen Knochen. Der Knochen gewinnt in dem Gebiet, in dem der MECKEL'sche Knorpel mit dem der anderen Seite synchondrotisch zusammenhängt, sowie vor und hinter der Synchondrose innigere Beziehungen zu dem Knorpel. Durch Fortschreiten der Ossification an der dem Knorpel zugekehrten Seite nähert er sich dem letzteren immer mehr, und auf Stadium 49 liegt er ihm an einigen Stellen in dem oben bezeichneten Gebiet bereits innig an, ohne dass hier noch eine trennende Bindegewebsschicht zu erkennen wäre. Weiterhin erfolgt dann vor und hinter der Synchondrose sogar eine völlige Umwachsung des Knorpels durch den Knochen, und im Gebiet der Synchondrose selbst ein Weitergreifen der perichondralen Knochenlamellen auf die Dorsal- und Ventralfläche der Knorpelplatte (Textfig. 49, p. 631). Im Anschluss daran wird ein grosser Theil des MECKEL'schen Knorpels zerstört und durch spongiösen Knochen ersetzt. Auf Stadium 51a ist das ganze vor der Synchondrose gelegene Stück des Knorpels vom Knochen umschlossen und in Zerfall, hinter der Synchondrose nur ein kleines Stück; völlig zerstört ist auf jeder Seite der Randtheil der Synchondrose, der dem ursprünglichen MECKEL'schen Knorpel selbst entspricht. Der übrige Theil der Synchondrose bleibt als einheitliche breite Knorpelplatte erhalten, die nunmehr eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Mandibulae herstellt. Nach der bildlichen Darstellung von CH. WESTLING besteht diese intermandibulare Synchondrose auch noch beim erwachsenen Thier. Eine zweite intermandibulare Verbindung bildet sich vor der Synchondrose. Das mediane zwischen den vordersten Enden beider MECKEL'schen Knorpel gelegene Gewebe verdichtet sich stark und gestaltet sich zu einer dicken Bindegewebsplatte, die nach Umwachsung der MECKEL'schen Knorpel durch die vorderen Enden der Mandibulae die letzteren unter einander verbindet. Auch diese intermandibulare Syndesmose scheint, der bildlichen Darstellung von CH. WESTLING zufolge, zeitlebens erhalten zu bleiben (s. p. 663).

Das vorderste Ende der Mandibula zeigt von Stadium 49 an eine beträchtliche Verbreiterung in querer Richtung, wie sie bekanntlich für den ausgebildeten Knochen charakteristisch ist.

Ueber den Ramus des Unterkiefers ist nur wenig zu bemerken. Derselbe wächst, wie gesagt, in dorsal-caudal-lateraler Richtung gegen den unteren Rand des Squamosums hin. Dabei macht sich eine besonders starke Verdichtung des das proximale Ende umgebenden embryonalen Bildungsgewebes bemerkbar, das bald (Stadium 48) eine wesentlich aus grossen Zellen zusammengesetzte compacte Masse bildet, die sich durch eine dünne äussere fibröse Schicht scharf gegen das lockere Gewebe der Umgebung begrenzt, und in deren Centrum der Unterkieferast weiterwächst und der Condylus sich ausbildet (Taf. LXXXIII, Figg. 22—24). Vorherige Ueberführung dieses Bildungsgewebes in Knorpel erfolgt nicht; die Knochenbildung geht in seinem Inneren vor sich, wo die Knochensubstanz in Form eines zackigen Balkenwerkes abgelagert wird. An dem gleichen Bildungsgewebe erfolgt die Insertion der Kiefermuskeln, unter denen der Pterygoideus externus das meiste Interesse beansprucht, da er in den obersten Theil jenes Gewebes, der als dicke Kappe das proximale Unterkieferende umgiebt, einstrahlt und demzufolge bei der Bildung des Kiefergelenkes in Mitleidenschaft gezogen wird. Hierüber wird unten ausführlich gehandelt werden.

Der Processus coronoideus verknöchert spät, an der Stelle, wo die gemeinsame Sehne des Caput posterius und Caput medium des M. temporalis inserirt. Auf Stadium 51a war an dieser Stelle, die in einiger Entfernung vor dem Condylus liegt, erst eine kappenförmige Verdickung des Periostes zu constatiren.

Kiefergelenk. Das Kiefergelenk bildet sich zwischen dem obersten Ende des Ramus mandibulae und dem ventralen Rande des Squamosums, oder richtiger gesagt: zwischen den dicken Bindegewebsschichten, die diese Knochentheile bedecken. Das Bildungsgewebe, das den Ramus mandibulae umgiebt (Textfigg. 16—18, p. 578), lässt auf Stadium 45 noch keine nähere Beziehung zu dem in der Umgebung des

Squamosums erkennen, gelangt aber dann dadurch, dass der Ramus mandibulae weiter dorsalwärts wächst, in Zusammenhang mit jenem. Auf Stadium 48a beginnen beide Gewebsmassen aber sich wieder schärfer von einander abzusetzen, indem sie sich deutlicher um ihre Knochen concentriren, und die sie verbindende Gewebszone sich auflockert. Auf Stadium 48 zeigt die letztere eine noch weitere Auflockerung; es ist sogar schon ein Spaltraum vorhanden, der allerdings noch von einigen verästelten Bindegewebszellen durchsetzt wird und noch keine zusammenhängende Epithelauskleidung erkennen lässt (Taf. LXXIII, Fig. 23). Dagegen ist er auf Stadium 49 eine durchweg leere Spalte, und die ihn begrenzenden Bindegewebszellen haben sich zu einem platten Endothel angeordnet (Textfig. 36, p. 617).

Bei Beginn der Spaltraumbildung (Stadium 48) besitzt das Bildungsgewebe am Ende des Ramus mandibulae eine sehr bedeutende Mächtigkeit und rundlichen Querschnitt; in der Hauptsache besteht es aus einer Masse grosser zelliger Elemente, die in ihrem Centrum die Knochenbälkchen einschliesst und auf ihrer Oberfläche von einer dünnen fibrösen Schicht überzogen wird. Seine Auffassung und Bezeichnung als embryonales Periost ist somit wohl berechtigt. Jener Spalt breitet sich nun auf dem Dorsalumfang der dicken Periostkappe aus, setzt sich aber auch etwas auf die Dorsalfläche des M. pterygoideus externus fort, der an jener Kappe inserirt. Am Knochen ist dagegen eine Gelenkfläche noch nicht ausgebildet, er endet vielmehr spitz im Inneren der Kappe (Taf. LXXIII, Fig. 22). Am Squamosum liegen die Dinge ähnlich. Der ventrale Rand desselben ist zwar etwas verbreitert, eine besondere glatte Gelenkfläche ist jedoch an ihm nicht ausgebildet, er wird vielmehr auch von einer dicken periostalen Gewebsschicht überkleidet, die sich von der der Mandibula nur durch etwas geringere Mächtigkeit unterscheidet. Der Spaltraum bildet sich also zwischen zwei Bindegewebslagen, nach Art eines Schleimbeutels. Eine principielle Aenderung tritt in diesem Zustand bis zum Stadium 51a nicht ein. Doch schreitet im Inneren der mandibularen Periostkappe die Ossification weiter vor. Der Querschnitt der Kappe selbst ändert sich, indem er aus der fast kreisrunden in eine quer-ovale Form übergeht; durch Ausdehnung der Knochenbalken in ihrem Inneren wird sie zudem, namentlich in ihrer inneren zelligen Schicht, reducirt. Die äussere faserige Schicht, an der der M. pterygoideus externus ansetzt, verdickt sich dagegen etwas. Am Squamosum verbreitert sich der ventrale Rand und bildet sogar einen besonderen medialwärts vorspringenden platten Fortsatz, wodurch die ventralwärts blickende platte Anlagerungsfläche für den Unterkiefer vergrössert wird (Taf. LXXV, Fig. 37). Von einer eigentlichen Gelenkfläche war aber selbst auf dem letzten untersuchten Beuteljungenstadium (51a) weder am Squamosum noch an der Mandibula die Rede; der Abschluss des spongiösen Knochenwerkes kam hauptsächlich durch die dicken bedeckenden Periostschichten zu Stande, in denen auch keine Spur von Knorpel festzustellen war. Wenn demnach LUBOSCH beim erwachsenen Thier sowohl in dem squamosalen wie in dem mandibularen Bindegewebsüberzug faserknorpelige Partien findet, so muss diese Aenderung der histologischen Structur sich sehr spät ausgebildet haben. Zur Ausbildung wirklicher hyalinknorpeliger Gelenkflächen kommt es aber nie, auch ein Discus articularis bildet sich nicht. Das Gelenk bleibt somit zeitlebens auf dem Zustand eines einfachen Schleimbeutels zwischen den bindegewebigen resp. faserknorpeligen Ueberzügen des Squamosums und der Mandibula stehen, wie es LUBOSCH (1906) ausführlich geschildert hat.

Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

1) Morphologische Natur der Mandibula und des Kiefergelenkes. Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich, dass die Mandibula bei *Echidna* zunächst durchaus als ein Deckknochen am MECKEL'schen Knorpel auftritt, aber an ihrem vorderen Ende später innigere Beziehungen zu dem Knorpel gewinnt, dass ferner bei ihrer weiteren Entwickelung ein Auftreten von anderen selbständigen Stücken nicht beobachtet wurde, dass speciell bei der Bildung ihres proximalen Endes nichts festzustellen war, was auf

eine Betheiligung primordialer Elemente schliessen lassen könnte, dass aber hierbei auch die bei anderen Säugern beobachteten accessorischen Knorpelkerne fehlen. Ich finde somit, um die Frage nach der morphologischen Natur der Mandibula und des Kiefergelenkes gleich zu erledigen, bei *Echidna* keinen Anhalt dafür, dass in den Aufbau der Mandibula noch ein anderes Element der niederen Wirbelthiere eingegangen sei, als das Dentale, und finde für das Kiefergelenk eine weitere Bestätigung der Vorstellung, dass dieses ein Squamoso-Dental-Gelenk sei, ohne jede Beziehung zu dem Quadrato-Articular-Gelenk. Einige dieser Punkte erfordern noch etwas eingehendere Erörterung.

2) Operculare-Frage. Für das Kaninchen hat FUCHS unlängst (1905) angegeben, dass hier die beiden Lamellen, die schon seit geraumer Zeit am embryonalen Unterkiefer der Säuger unterschieden werden (cf. z. B. STIEDA 1875), selbständige Bildungen sind, dass also auch die später entstehende mediale Lamelle selbständig ossificirt und ihren Zusammenhang mit der früher aufgetretenen lateralen Lamelle erst nachträglich erlangt. FUCHS hält daraufhin nur die laterale Lamelle für das Dentale der niederen Formen und vergleicht die mediale dem Operculare derselben. Gewiss könnte wohl nur dieser Knochen für einen etwaigen Vergleich in Frage kommen; indessen halte ich die ganze Schlussfolgerung, dass die mediale Lamelle auf einen selbständigen Deckknochen der Reptilien bezogen werden müsse, wenn auch nicht für unmöglich, so doch noch nicht für erwiesen. Den Umstand, dass bei *Echidna* eine selbständige mediale Lamelle nicht beobachtet wurde, will ich dabei nicht als beweiskräftig gelten lassen, da zwischen Stadium 45 und Stadium 46 ein zu grosser Zwischenraum besteht, und man ja gewiss daran denken könnte, dass die oben geschilderte Knochenspange, die sich im Anschluss an die mediale Wand des Alveolarkanales caudalwärts erstreckt, und so bei ihrem Wachsthum eine gewisse Selbständigkeit zeigt, auch selbständig entsteht. Aber auch wenn das der Fall wäre, würde mir ihre Vergleichbarkeit mit dem Operculare noch recht problematisch sein, da sie dorsal vom MECKEL'schen Knorpel liegt, so dass der Unterkiefer auch nach seiner vollen Ausbildung in der fraglichen Gegend dem MECKEL'schen Knorpel wie eine Kappe aufsitzt, ohne ihn zu umschliessen. Bei den Reptilien aber schliesst das Operculare den Kanal für den MECKEL'schen Knorpel medial ab. Die Umwachsung des vordersten Abschnittes des MECKEL'schen Knorpels durch den Unterkiefer ist aber sicherlich auf den ganz analogen Vorgang bei niederen Wirbelthieren, die Umschliessung des MECKEL'schen Knorpels durch das Dentale, zu beziehen, — einen Vorgang, auf den später noch zurückzukommen ist. Auch bei den anderen Säugern wird man zunächst einmal ausgedehntere Untersuchungen abwarten müssen, ehe man den Schluss, dass in den Unterkiefer der Säuger auch das Operculare eingegangen sei, als gesichert wird ansehen dürfen. Für den Menschen giebt ja LOW (1905) ganz bestimmt an, dass der als Spleniale (= Operculare) aufgefasste Theil in Zusammenhang mit dem Haupttheil des Knochens entsteht. So bleibt vor allem die Selbständigkeit der medialen Lamelle überhaupt für zahlreichere Formen festzustellen, ferner ihr Verhalten zum MECKEL'schen Knorpel, zu dem Kanal des N. alveolaris und den Alveolen; es bleibt ferner im Auge zu behalten, dass auch das Dentale niederer Wirbelthiere sehr oft in seinem vorderen Abschnitt den MECKEL'schen Knorpel umwächst, so dass eine Ausdehnung der „medialen Lamelle" an den medialen Umfang des Knorpels noch nicht nothwendig die Operculare-Natur derselben beweist, und endlich bleibt zu erwägen, ob nicht die selbständige Ossification der medialen Lamelle eine secundäre, durch die Anpassung an die Bildung der Alveolen bedingte Erscheinung sei. Denn dass diese Lamelle die mediale Wand der Alveolen bildet, davon kann man sich z. B. bei Mäuseembryonen sehr leicht überzeugen. Nun erklärt zwar FUCHS: „Man braucht sich nur einen Krokodilschädel anzusehen, um zu erkennen, dass auch an ihm das Operculare sich stellenweise an der medialen Begrenzung der Alveolen betheiligt" (1906, p. 19); ich muss aber dagegen erklären, dass ich, nachdem ich mir drei Krokodilschädel daraufhin angesehen habe, nur zu der Anschauung gekommen bin, dass hier die Dinge ganz anders liegen als bei den Säugern. Ueberall fand ich, dass auch die mediale Wand der Alveolen vom Dentale gebildet wird, und dass das Operculare sich lediglich an diese mediale Wand anlegt und nur sehr stellenweise mit seinem oberen Rande bis an den Eingang zur Alveole reicht. Das Operculare kann hier abgelöst werden (wie es an einem mir vorliegenden Schädel thatsächlich geschehen ist), ohne dass die Alveolen ihre mediale Wand verlieren; letzteres wäre aber sofort der Fall, wenn bei den Säugern die „mediale Lamelle" fortfiele. Ob die Krokodilschädel, die FUCHS untersuchte, sich anders verhielten, vermag ich nicht zu sagen; FUCHS giebt nichts Genaueres an.

Meines Erachtens ist also der Beweis, dass in den Aufbau des Säugerunterkiefers auch das Operculare der Reptilien eingegangen sei, noch nicht geliefert.

Dass die selbständige Ossification eines Theiles eines Knochens eine Erscheinung ist, die mit grosser Vorsicht beurtheilt werden muss und nicht ohne weiteres zu weit reichenden phylogenetischen Schluss-

folgerungen verwendet werden darf, ist bekannt. Es giebt doch genug Beispiele dafür, dass die Ossification eines Knochens von mehreren Herden aus erfolgt, dass namentlich kleinere Partien gelegentlich selbständig ossificiren, ohne dass es berechtigt wäre, allein in dieser „polycentrischen“ Ossification, wie ich sie genannt habe, immer einen Beweis für eine Zusammensetzung des Knochens aus mehreren früher selbständigen Stücken zu sehen (GAUPP 1905b, in HERTWIG's Handbuch, p. 612). So berichtet z. B. FISCHER (1901b), dass der von ihm modellirte embryonale *Talpa*-Schädel das hintere Ende des Zygomaticums durch mehrere isolirte Knochenstückchen repräsentirt zeigte; man denke ferner an die vielen selbständigen Knochenstückchen, die an den Rändern der Schädeldachknochen beim Menschen vorkommen, an die Zerlegungen, Abtrennungen kleinerer oder grösserer Partien, die ebenfalls beim Menschen an verschiedenen Schädelknochen als nicht seltene Varianten zu beobachten sind. Die mono- oder polycentrische Ossification ist also immer nur ein Indicium für die Beurtheilung eines Knochens; andere müssen hinzukommen. Im Uebrigen besitzt die Frage, ob der Unterkiefer der Säuger nur dem Dentale der niederen Wirbelthiere entspricht, oder ob in ihn auch das Operculare aufgegangen ist, nur eine untergeordnete Bedeutung gegenüber der viel wichtigeren nach der Natur seines Gelenkendes. Das grosse Problem, ob der Gelenktheil der Mandibula bei den Säugern dem bei den Reptilien oder Amphibien gleichwerthig sei, ob somit der Unterkiefer in der ganzen Wirbelthierreihe die gleiche Ausdehnung in caudaler Richtung besitzt, oder ob bei den Säugern der hintere Theil des nonmammalen Unterkiefers ausgeschaltet und zu Gehörknöchelchen verwendet ist — dieses Problem wird weiter nicht tangirt durch die secundäre Frage nach dem Verbleib des Operculare. Aber einstweilen ist es mir allerdings viel wahrscheinlicher, dass dasselbe bei Säugern thatsächlich fehlt, und dass der Unterkiefer nur dem Dentale der Reptilien entspricht, mit dem er in der Art, wie er kappenförmig dem dorsal-lateralen Umfang des MECKEL'schen Knorpels aufsitzt und in besonderem Kanal den N. alveolaris inferior einschliesst, die weitestgehenden Aehnlichkeiten aufweist.

3) Verhalten des vorderen Abschnittes des Unterkiefers zum MECKEL'schen Knorpel. Intermandibulare Verbindungen. Von dem gewöhnlichen Schema eines reinen Deckknochens weicht der Unterkiefer vor allem dadurch ab, dass er mit seinem vordersten Abschnitt den MECKEL'schen Knorpel umwächst, dabei in innigste Berührung mit demselben gelangt, dass der so umschlossene Knorpel zu Grunde geht, und Knochen an seine Stelle tritt. Diese Thatsachen sind auch von anderen Säugern längst bekannt; vor mehr als 30 Jahren (1875) wurden sie von STIEDA genau behandelt, bald darauf (1879) von BAUMÜLLER bestätigt. (Dass sie auch früheren Autoren nicht ganz entgangen waren, geht aus den Ausführungen der beiden genannten Forscher hervor.) Aber auch bei niederen Wirbelthieren lassen sie sich bereits beobachten; so umwächst bekanntlich bei Anuren das Dentale den „Unterlippenknorpel“ (der wohl nur ein selbständig gewordener Theil des MECKEL'schen Knorpels ist) wie eine perichondrale Knochenscheide; ja schon bei Teleostiern zeigt sich das Gleiche. Hier liegt sogar (bei dem Lachs und der Forelle) schon von Anfang an das vorderste Ende des Dentale „perichondral“, dem MECKEL'schen Knorpel innig an und macht von diesem Zustande an die weiteren Veränderungen eines Ersatzknochens durch (SCHLEIP 1903). Darin liegt ja eben das Interessante der Erscheinung, dass ein Knochen, der sich in der Hauptsache wie ein typischer Deckknochen verhält, eine Strecke weit gegenüber einem primordialen Knorpel in das Verhältniss eines Ersatzknochens tritt, und der Knorpel sich weiterhin an seiner Bildung in der Weise betheiligt, wie sich überhaupt ein primordialer Knorpeltheil an der Herstellung eines Knochens betheiligt, d. h. dadurch, dass er selbst zu Grunde geht und den Knochen an seine Stelle treten lässt. Ich habe diese Dinge in ihrer allgemeinen Bedeutung mehrfach behandelt (1901, 1903, 1905b) und auch (1905b, p. 618) auf die Möglichkeit verschiedener Deutungen hingewiesen: man kann darin ein wirkliches Vordringen eines Deckknochen an und in den Knorpel sehen, oder aber einen abgekürzten Entwickelungsgang, in dem sich die Verschmelzung zweier früher selbständiger Stücke, eines Ersatz- und eines Deckknochens (einer Auto- und einer Dermo-Componente) zu einem neuen Skeletstück von Mischcharakteren ausspricht. Hier beim Unterkiefer ist es nicht unmöglich, dass die Ausbildung der innigen Beziehungen zwischen Knochen und Knorpel in letzter Instanz auf die einstmalige Existenz eines selbständigen Mentomandibulare, das als perichondraler (Ersatz-)Knochen am vorderen Ende

des MECKEL'schen Knorpels bei Ganoiden auftritt, zurückzuführen ist. Ihre Bedeutung für das Individuum dürfte bei *Echidna* darin zu suchen sein, dass durch sie eine sehr feste Verbindung des Unterkiefers mit der Synchondrose der MECKEL'schen Knorpel hergestellt wird, so dass diese, die ursprünglich im Zusammenhang mit primordialen Skelettheilen entstand, nunmehr in den Dienst zweier Deckknochen gelangt.

Was die Ausbildung der zwei intermandibularen Verbindungen, der Synchondrose und der Syndesmose, anlangt, so ist mir von einem ähnlichen Verhalten bei anderen Säugern nichts bekannt; die Angaben über diesen Punkt sind allerdings recht dürftig und erfordern sehr eine eingehendere Untersuchung. Bemerken möchte ich im Anschluss daran nur, dass nach meiner Anschauung die Formen mit nachgiebiger Unterkieferverbindung das ursprünglichere Verhalten bewahrt haben, das zugleich ein Hinweis auf die Abstammung der Säuger von streptostylen Formen ist. Die feste Vereinigung durch eine unnachgiebige Symphyse oder Synostose halte ich für den secundären Zustand.

Ueber die Rotationsmöglichkeit einer jeden Unterkieferhälfte von *Echidna* siehe die Bemerkungen bei LUBOSCH (1906, p. 580).

4) Entstehung des Gelenkendes. Die Bildung des hintersten Theiles des Unterkiefers inclusive des Condylus ist bei *Echidna* gegenüber den Erscheinungen, die hier bei anderen Säugern beobachtet werden, wesentlich durch ein negatives Merkmal ausgezeichnet: den Mangel der von zahlreichen Formen schon lange bekannten, von STIEDA (1875) genau beschriebenen und als „accessorische Knorpelkerne" benannten Knorpelpartien. Da dieselben gerade in der letzten Zeit wieder vielfach behandelt wurden, so verzichte ich hier auf eine Besprechung der Literatur (cf. SCHAFFER 1888; GAUPP 1901, 1905b; FUCHS 1905, 1906). Der Streit, der sich über sie erhoben hat, dreht sich bekanntlich um zwei Punkte: 1) um die Frage, ob sie vom MECKEL'schen Knorpel abstammen, und 2) um die andere, ob, wenn dies der Fall ist, der im Condylus auftretende Knorpel das eigentliche Gelenkende des MECKEL'schen Knorpels niederer Vertebraten repräsentirt. Nach der Lehre von DRÜNER, die in FUCHS einen ganz besonders überzeugten Vertreter gefunden hat, entstehen die Componenten des Kiefergelenkes auch bei den Säugern aus einem „Chondroblastem", das ursprünglich mit dem MECKEL'schen Knorpel zusammenhängt und daher als zum primordialen Skelet des Kieferbogens gehörig betrachtet wird. Der eine Theil soll sich mit dem Squamosum, der andere mit dem Unterkiefer vereinen; der erstere soll dem Quadratum, der andere dem ursprünglichen Gelenkende des MECKEL'schen Knorpels (das vielfach als Articulare verknöchert) entsprechen. Damit wäre denn auch das Kiefergelenk der Säuger ein Quadrato-Articular-Gelenk; das Quadratum wäre mit dem Squamosum vereinigt, das Articulare im Condylus mandibulae zu suchen. Eine eingehende Kritik dieser Auffassung, die meiner festen Ueberzeugung nach ein Irrthum ist, soll an dieser Stelle nicht gegeben werden; hier interessirt uns nur die Thatsache, dass bei der Bildung des Ramus und Condylus mandibulae von *Echidna* gar kein Knorpel auftritt, den man etwa als primordiale Componente des Unterkiefers auffassen könnte. Die Bildung des ganzen hinteren Theiles des Unterkiefers vollzieht sich ohne Betheiligung von Knorpel, noch auf Stadium 51a ist keine Spur von solchem zu erkennen, und erst ganz spät modificirt sich das Bindegewebe, das den Condylus überzieht, in der Weise, dass es laut LUBOSCH faserknorpelige Structur erhält. Wer somit an der primordialen Herkunft des Condylus mandibulae trotzdem festhalten will, der kann das, wie FUCHS (1906, p. 85) es thatsächlich thut, nur unter der Annahme, dass bei *Echidna* die „chondroblastematöse Anlage" des Condylus nicht mehr zur Verknorpelung gelange, und dass in dieser Unterdrückung der Knorpelbildung eine regressive Erscheinung zu sehen sei, wie ja auch sonst vielfach beobachtet wird, dass Theile der Anlage des Primordialcraniums nicht erst zur Verknorpelung gelangen, bevor Knochen an ihre Stelle tritt. Ich habe ja selbst mehrfach und mit Nachdruck darauf hingewiesen,

dass manche Ersatzknochen oder Theile von solchen diese Ontogenese zeigen: Auftreten auf einer bindegewebigen Grundlage, die als nicht verknorpelnder Abschnitt der Anlage des Primordialskeletes zu gelten hat. In dem vorliegenden concreten Falle finde ich die Voraussetzungen für eine solche Annahme aber nicht erfüllt. Man müsste annehmen, dass das Bildungsgewebe, in dessen Centrum die Verknöcherung des Condylus vor sich geht, primordialer Herkunft sei, vom MECKEL'schen Knorpel abstamme. Der Umstand, dass es sich scharf gegen die Umgebung begrenzt, könnte dabei die Vorstellung unterstützen, dass ihm eine ganz besondere morphologische Bedeutung zukomme. Von einem Zusammenhang mit dem MECKEL'schen Knorpel vermag ich nun aber beim besten Willen nichts zu erkennen. Jenes Blastem ist selbst auf Stadium 45, wo der MECKEL'sche Knorpel schon gut verknorpelt und sein proximales Ende als Hammeranlage deutlich, auch ein Theil der Mandibula schon gebildet ist, noch nicht aus dem „allgemeinen Blastem" abzusondern; erkennbar finde ich es erst auf Stadium 46, wo schon Muskeln zu ihm herantreten und in seinem Centrum die Verknöcherung des proximalen Endes des Unterkiefers vor sich geht. Somit würde ich zu dem Schluss kommen, dass jenes Bildungsgewebe sich überhaupt erst spät herausbildet, ohne genetische Beziehung zum MECKEL'schen Knorpel, in Zusammenhang mit der fortschreitenden Ossification des Unterkiefers. Immerhin mag aber mit Rücksicht auf die Unvollständigkeit des Materials dieser Schluss noch als nicht bindend angesehen werden. Das jedoch möchte ich scharf betonen, dass das Auftreten einer besonders dicken Schicht von Bildungsgewebe, wie sie am proximalen Unterkieferende beobachtet wird, gar nichts ist, was etwa allein an dieser Stelle vorkäme. Es findet sich z. B. auch am vorderen Ende des Unterkiefers, am hinteren Ende des Proc. zygomaticus oss. maxillaris, am vorderen Ende des Proc. zygomaticus oss. squamosi, an Stellen, wo auch die regste Phantasie keine genetische Beziehung zum Primordialcranium nachweisen könnte, und überall lässt sich feststellen, dass es in das Bildungsgewebe übergeht, dass in dünnerer Schicht den ganzen übrigen Knochen umgiebt. Somit dürften jene Erscheinungen einfach dahin zu deuten sein, dass an Stellen, wo der Knochen am stärksten wächst, also an den Enden, auch das Knochenbildungsgewebe die grösste Mächtigkeit seiner Entfaltung gewinnt. Die Gliederung der Masse in eine innere, hauptsächlich aus grossen zelligen Elementen (Osteoblasten) aufgebaute, und eine äussere fibröse Schicht entspricht längst bekannten Vorstellungen.

Die gleiche Auffassung hat meiner Ansicht nach auch für das Bildungsgewebe des Condylus mandibulae der übrigen Säuger Platz zu greifen. Ueber die gewiss bemerkenswerthe Erscheinung, dass hier der Ossification eine Knorpelbildung vorausgeht, dass also die Bildungszellen zunächst einen Knorpelkern erzeugen, der das Wachsthum des Gelenkkopfes übernimmt, dann aber eingeschmolzen und durch Knochen ersetzt wird, hat SCHAFFER (1888) in seiner vortrefflichen Arbeit eingehend gehandelt, und ich kann daher auf die letztere verweisen.

Hinzufügen möchte ich nur, dass auch dieser Vorgang nicht etwa auf den Condylus mandibulae beschränkt ist; ich habe kürzlich (auf der Würzburger Anatomen-Versammlung) Präparate demonstrirt, die ihn auch an anderen Stellen zeigten, so besonders schön im Proc. palatinus des Maxillare von *Galeopithecus*. Im Unterkiefer der gleichen Form reicht der „Knorpelkern" bis weit nach vorn, in einen grossen Abschnitt des zahntragenden Gebietes des Unterkiefers. Zu welchen Consequenzen käme man, wenn man diese ganze Knorpelmasse auf den Gelenktheil des MECKEL'schen Knorpels niederer Wirbelthiere zurückführen wollte!

Auch die „faserknorpelige" Structur, die LUBOSCH für den Gelenküberzug des Condylus mandibulae bei der erwachsenen *Echidna* beschreibt, rechtfertigt meines Erachtens nicht die Annahme, dass in den Aufbau des Bildungsgewebes für den Condylus auch primordiale Theile eingehen. Ich habe von jeher den Eindruck gehabt, dass dem Knorpel als solchem eine viel zu grosse Bedeutung zugewiesen wird, und dass er den Nimbus, der ihn umgiebt, nicht verdient. Nicht jeder Knorpel ist auf ein älteres primordiales Skeletstück zurückzuführen, und wenn uns zur Zeit auch noch ein klarer Einblick in die Bedingungen fehlt, die zur Bildung „secundären Knorpels", wie SCHAFFER ihn nennt, führen, so darf doch

dieser Mangel unserer bisherigen Kenntniss nicht dazu führen, die Discussion der ganzen Frage a priori für unsinnig zu erklären und damit abzuschneiden. So aber verfährt FUCHS, wenn er sagt (1906, p. 24): „Denn, um es gleich zu sagen, dass ein in phylogenetischer Hinsicht reiner Deckknochen, dem also, um mich einmal so auszudrücken, während einer langen phylogenetischen Laufbahn keine Knorpelelemente beigemischt wurden, nun auf einmal, auf einer höheren Thierstufe angelangt, aus sich heraus Knorpel bilden könnte, halte ich für gänzlich ausgeschlossen. Ich kann mich in dieser Auffassung auch nicht im geringsten beirren lassen durch den mehr und mehr zunehmenden Missbrauch, den man mit diesem angeblichen ‚secundären' Vermögen der Deckknochen zur Knorpelbildung treibt. Wie soll ein Deckknochen ‚secundär' zu diesem Vermögen kommen?" Ich glaube nicht, dass sehr Viele diesen Ausspruch, so bewusst er auch klingen mag, als wissenschaftliches Argument werden gelten lassen; FUCHS kann ihn sich auch nicht gerade sehr eingehend überlegt haben, sonst würde er wohl nicht so laxe und direct falsche Wendungen gebrauchen, wie die, dass ein Deckknochen aus sich heraus Knorpel bilden solle. Das hat wohl noch kein Mensch behauptet.

Nicht zu billigen ist auch der Missbrauch, den FUCHS mit dem Wort „Chondroblastem" treibt. Wer so grossen Werth darauf legt, dass die Componenten des Kiefergelenkes aus einem primordialen Chondroblastem hervorgehen, sollte doch zuerst diesen Begriff ganz genau histologisch definiren und dann feststellen, dass er in der That auf das Bildungsgewebe jener Componenten Anwendung verdient. FUCHS geht dagegen einer solchen Definition direct aus dem Wege; er erklärt sogar geradezu (1905, p. 13), dass mit der Aufstellung von Unterabtheilungen in dem dem Knorpelstadium vorausgehenden Stadium nicht viel gewonnen sei, und sagt einfach: „Ich bezeichne das ganze, dem Knorpelstadium vorausgehende Stadium als das vorknorpelige oder Chondroblastemstadium. Dieses reicht also von der ersten mesenchymatischen Anlage des Knorpelskeletes bis zur völligen Ausbildung des Knorpels." Bei dieser laxen Fassung wird aber der ganze Begriff natürlich ganz wesen- und bedeutungslos, — abgesehen von dem suggestiven Eindruck, den es vielleicht auf nichtorientirte Leser machen kann, wenn sie hören, dass die Componenten des Kiefergelenkes auch bei den Säugern aus einem „Chondroblastem" entstehen.

Ein weiteres Eingehen auf die FUCHS'schen Argumente, wie die meines Erachtens gänzlich verfehlte Berufung auf die Topographie zur ersten Schlundtasche und Anderes ist hier nicht am Platze.

Eine besondere, in gewisser Hinsicht vermittelnde Anschauung vertritt LUBOSCH (1906). Er steht zwar auch auf dem Standpunkt, dass das Articulare der niederen Wirbelthiere im Hammer der Säuger zu suchen sei, glaubt aber doch andererseits auch, unter Berufung auf GEGENBAUR, dass Knorpel immer nur von Knorpel kommt, und nimmt somit auch den MECKEL'schen Knorpel als Mutterboden für einen Theil des im Condylus mandibulae der Säuger entstehenden Knorpels an. Die thatsächliche Grundlage für diese Anschauung sieht LUBOSCH in den schon erwähnten Befunden von DRÜNER und FUCHS, sowie in angeblichen Befunden von BAUMÜLLER (1879). Ich sage „angeblich", denn ich glaube, dass LUBOSCH die Schilderung von BAUMÜLLER missverstanden hat, wie das schon aus den zusammenfassenden Worten hervorgeht, in denen BAUMÜLLER (p. 508) drei Quellen für den Unterkiefer aufstellt: die bindegewebige Grundlage, Theile des vorderen Abschnittes des MECKEL'schen Knorpels und endlich die accessorischen Knorpelkerne. Die Vermuthung von LUBOSCH, dass bei *Echidna* sich die tiefe Lage von Knorpel, die den Condylus mandibulae im erwachsenen Zustand überzieht, vom MECKEL'schen Knorpel werde ableiten lassen, kann ich nicht bestätigen. Es bleiben somit für die Auffassung von LUBOSCH immer wieder nur die Angaben von DRÜNER und FUCHS als Belege übrig, Angaben, deren Bestätigung abzuwarten ist. Wenn aber schon die Möglichkeit ventilirt wird, dass ein Derivat des MECKEL'schen Knorpels am Aufbau des Condylus mandibulae theilnimmt, das nicht dem Gelenktheil des Knorpels entspricht, so möchte ich daran erinnern, dass bei Ganoiden ein „Processus coronoideus" als Bildung des primordialen Unterkiefers vorkommt.

Einstweilen halte ich allerdings nach wie vor den Unterkiefer der Säuger für einen Deckknochen, der zwar in seinem vorderen Abschnitt innigere Beziehungen zum MECKEL'schen Knorpel gewinnt, in dessen Aufbau am proximalen Ende aber keine primordialen Theile eingehen. Ich glaube ferner, dass wir in der Art der Ausbildung seines Gelenkendes bei *Echidna* das ursprüngliche Verhalten zu sehen haben, und dass das Auftreten von accessorischen Knorpelkernen an dieser Stelle, das bei anderen Säugern beobachtet wird, erst eine von diesen erworbene Einrichtung darstellt, von der bisher nicht gesagt werden kann, auf welche Momente sie zurückzuführen ist.

5) Kiefergelenk. Weder an der Bildung der Gelenkfläche des Squamosums noch an der des Condylus mandibulae nehmen bei *Echidna* Abkömmlinge des Primordialskeletes theil; das Gelenk ist durchaus als Squamoso-Dentalgelenk zu bezeichnen. Die Frage, was es seinem Wesen nach vorstellt, habe ich zum ersten Mal in meinem Genfer Vortrag (1905 c) behandelt. Ich kam dabei zu dem Schluss, dass

wir es aufzufassen haben als einen Schleimbeutel, der sich zwischen dem Bindegewebsüberzug des Squamosums und dem des Condylus mandibulae ausgebildet hat. Von dem letzteren, dem Bindegewebsüberzug des Unterkiefer-Condylus, hob ich zugleich hervor, dass in ihn der M. pterygoideus externus ausstrahlt, wodurch es berechtigt wurde, ihn kurzweg als Sehnenkappe dieses Muskels zu bezeichnen. Damit ist natürlich nicht gemeint, dass er genetisch als Theil der Sehne entstehe, sondern nur, dass die Sehne des Muskels in ihn einstrahlt und ihm dadurch einen besonderen functionellen Stempel aufdrückt. An dieses Ergebniss knüpfte ich weitere Folgerungen und Ueberlegungen an. Ich führte aus, dass der Zustand des Kiefergelenkes von *Echidna* uns den primitiven Zustand des Kiefergelenkes der Säuger überhaupt vor Augen führt — wenn auch vielleicht nicht mehr ganz rein, so doch der Hauptsache nach — dass also als ursprüngliche Form desselben eine Schleimbeutelbildung zwischen dem Squamosum und dem Dentale resp. der dasselbe überziehenden Sehnenkappe des Pterygoideus externus anzusehen ist; ich zeigte ferner, dass wir uns von diesem Zustand aus die Entstehung der für die übrigen Säuger als typisch betrachteten Form des Gelenkes gut vorstellen können: wir brauchen nur anzunehmen, dass in jener Sehnenkappe eine zweite tiefere Zerklüftung, eine neue Schleimbeutelbildung auftritt, so haben wir in dieser die untere Etage des getheilten Kiefergelenkes, der stehen gebliebene Rest der Sehnenkappe aber wäre der Discus. Damit eröffnet sich ein Verständniss für die Herkunft und Bedeutung des Discus sowie für die Thatsache, dass derselbe bei manchen Säugern fehlt. So sehr es natürlich denkbar ist, dass die Bildung des Discus in der Säugerreihe aus irgendwelchen Gründen einmal wieder unterdrückt wird, so muss doch bei jener Auffassung ein Fehlen des Discus auch als der ursprüngliche Zustand betrachtet werden. Der getheilten Gelenkhöhle ging die einheitliche voraus, und damit ein Zustand, in dem der Discus sich von der Bindegewebskappe des Condylus noch nicht abgespalten hatte. *Echidna* hat diesen ursprünglichen Zustand noch bewahrt. Die ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit in der speciellen Ausgestaltung des Kiefergelenkes, die sich bei den Säugern in Anpassung an die verschiedene Nahrung beobachten lässt, verliert bei dieser Betrachtungsweise ihr Auffallendes, da ein Schleimbeutel eine genügend indifferente Einrichtung darstellt, um Anpassungen und Weiterbildungen in verschiedenen Richtungen zu gestatten.

Zu den gleichen Anschauungen ist kürzlich auch Lubosh (1906) gelangt. Unsere Auffassungen stimmen so vollkommen mit einander überein, dass ich nicht nöthig habe, noch genauer auf Lubosch's Ausführungen einzugehen. Nur um späteren Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich noch besonders darauf hinweisen, dass nicht nur die Auffassung des Kiefergelenkes als eines Schleimbeutels, sondern auch die des Discus als eines losgelösten Theiles des bindegewebigen Ueberzuges auf dem Condylus mandibulae in meinem Genfer Vortrag schon ganz klar ausgesprochen ist. Dass Lubosch das letztere vergessen hat anzuführen, und meinen Namen unter denen, die bisher sich über die Herkunft des Discus geäussert, nicht nennt, ist wohl nur ein Versehen des im Uebrigen ja sehr gewissenhaften Forschers, dessen Uebereinstimmung mit meiner Betrachtungsweise mir ausserordentlich erfreulich ist, und der selbst eine Anzahl treffender Erwägungen über die Zugehörigkeit des Discus zum Condylus, über seine Loslösung von demselben unter dem Einfluss des Muskelzuges des Pterygoideus externus u. a. anführt.

Von den früheren Anschauungen über den Discus braucht die von Broom (1890), dass jener das Quadratum der Nonmammalia darstelle, nicht discutirt zu werden, dagegen seien die schönen und wichtigen Arbeiten von Parsons (1899) und von Kjellberg (1904) erwähnt. Parsons verdanken wir vor allen Dingen werthvolle Angaben über das specielle Verhalten des Discus bei einzelnen Säugerformen und über sein Fehlen bei den Monotremen sowie bei *Dasyurus* und *Dasypus*. Bezüglich seiner Herkunft äussert sich Parsons dahin, dass der Discus nicht auf eine schon bei Reptilien vorhandene Bildung zurückzuführen sei, sondern eine Neuerwerbung der Säuger darstelle, vielleicht „formed from the tissues surrounding the joint, in the same way that the semilunar cartilages of the knee and other interarticular structures are“. Für

seinen Charakter als Neubildung spricht sein Fehlen bei den Monotremen, das PARSONS somit als ein primitives Verhalten auffasst, im Gegensatz zu dem bei *Dasyurus* und *Dasypus*, wo der Discus wahrscheinlich secundär verloren gegangen, unterdrückt sei. Mit diesen Ausführungen kann ich in der allgemeinen Betrachtungsweise, freilich nicht in der speciellen Erklärung der Genese des Discus übereinstimmen; bezüglich des Fehlens des Discus bei *Dasyurus* und *Dasypus* kann ich mir ein Urtheil vorläufig nicht erlauben. KJELLBERG's Arbeit ist darum von grosser Bedeutung, weil in ihr zum ersten Male der Discus articularis in Verbindung mit der Sehne des Pterygoideus externus, die in ihn einstrahlt, gebracht wird. Allerdings denkt sich KJELLBERG die Sache wesentlich anders als ich: er nimmt an, dass der Discus einen Theil dieser Sehne selbst repräsentire, der bei der Bildung des Kiefergelenkes in die Höhle desselben eingeschlossen wurde. KJELLBERG geht dabei von der Vorstellung aus, dass der M. pterygoideus externus bei den Säugervorfahren am Articulare inserirte. Dieses soll dann bei seiner Einschliessung in die Paukenhöhle einen Theil des Muskels mitgenommen haben, während die anderen ansehnlichsten Theile desselben an dem Dentale und dem von diesem auswachsenden Condylus verblieben. Dabei soll der hinterste Theil dieser Muskelportion in der Spalte zwischen Tympanicum und Squamosum abgeklemmt und wenigstens zu einem Theil des Ligamentum mallei anterius geworden sein, während die nächst vordere Muskelportion auf ihrem Wege zur Trommelhöhle zwischen Squamosum und Kiefercondylus hindurch passirte und dabei den Kiefergelenkdiscus bildete. Da ich demnächst doch wieder einmal ausführlicher auf die ganze Kiefergelenkfrage zurückkommen muss, so begnüge ich mich hier mit dem Hinweis auf die Achillesferse der KJELLBERG'schen Vorstellung, die darin liegt, dass KJELLBERG die Cardinalfrage nach dem Homologon des M. pterygoideus externus bei den Reptilien überhaupt nicht ernstlich erörtert hat. Es ist ja natürlich, dass die vergleichende Myologie ihren Bedarf an Bezeichnungen für die Kiefermuskeln auch der Nonmammalia durch die altgeheiligte Quadriga: Temporalis, Masseter, Pterygoideus externus, Pt. internus, zu decken sucht, — von einer wirklich wissenschaftlich begründeten Verwendung dieser Bezeichnungen kann aber zur Zeit noch keine Rede sein, und die vergleichende Morphologie der Kiefermuskeln ist trotz der geringen Ausdehnung des Gebietes fast noch ganz eine Terra incognita. So operirt denn KJELLBERG auch mit einer rein hypothetischen Grösse, einem M. pterygoideus externus der Sauropsiden, der, von vorn-innen kommend, in geradem Verlauf zum Articulare zieht und hier inserirt (s. Fig. 7 bei KJELLBERG). Welchen Muskel KJELLBERG dabei im Auge gehabt hat, ist nicht ersichtlich. Mir selbst ist es das Wahrscheinlichste, dass der Pterygoideus externus der Säuger sich aus der dicken Muskelmasse herausdifferenzirt hat, die bei Sauropsiden die Schläfengrube erfüllt und vor dem Gelenktheil des Unterkiefers, speciell an dem eventuell vorhandenen aufsteigenden Fortsatz desselben, inserirt. Genaueres möchte ich darüber einstweilen nicht sagen; das Angeführte genügt vorläufig, um meine eigene Anschauung von der Genese des Kiefergelenkes und des Discus, soweit dabei der Pterygoideus externus in Betracht kommt, als genügend begründbar erscheinen zu lassen.

Hauptergebnisse.

1) Die Verknorpelung des neuralen Primordialcraniums erfolgt von einer Anzahl getrennt auftretender Centra aus, die anfangs nur durch unverknorpeltes Gewebe vereinigt werden und erst secundär knorpelig verschmelzen. Dem Zustand der Homocontinuität geht also ein solcher der Heterocontinuität voraus. Die Centra entsprechen zum Theil denen, die NOORDENBOS bei *Talpa* beschrieben hat. Das primordiale Visceralskelet verknorpelt unabhängig von dem neuralen Schädelabschnitt.

2) Das Chondrocranium von *Echidna* zeichnet sich durch Vollständigkeit aus. Es zeigt in der Hauptsache typischen Säugercharakter, aber mit einer Anzahl besonderer, theils primitiver, theils einseitig abgeänderter Merkmale.

3) Bei der Verknorpelung der Basalplatte werden keine paarigen Parachordalia gebildet, sondern beide Abschnitte der Platte (Pars occipitalis, P. otica) entstehen von vornherein unpaar und hypochordal. Die Pars occipitalis geht der Pars otica voran. Die Chorda dorsalis liegt somit durchweg epichondral, sie geht später nicht fortschreitend von vorn nach hinten, sondern unter Zerfall in einzelne Stücke zu Grunde; das vorderste Stück bleibt sehr lange erhalten.

4) Die Occipitalregion schliesst sich in ihrer Bildung zeitlich und formal an die Wirbelsäule an, das hypochordale Mittelstück und die beiden seitlichen Occipitalpfeiler verknorpeln wahrscheinlich selbständig.

5) Andeutungen einer Metamerie der Occipitalregion waren an dem vorhandenen Material nicht festzustellen. Die wichtigste Besonderheit dieser Gegend bei *Echidna*, die Vereinigung des Hypoglossus-austrittes mit dem Foramen jugulare, zeigte sich schon auf dem jüngsten Stadium; der Process der Vorwärts-wanderung der Hypoglossusforamina, der phylogenetisch sich abgespielt haben muss, war ontogenetisch nicht mehr zu verfolgen. Gegenüber den von Froriep beim Rind beschriebenen Bildungsvorgängen zeigten sich also bei *Echidna* wesentliche Unterschiede.

Bezüglich der Auffassung der Occipitalregion, der Entstehung der Dicondylie der Säuger und des primitiven Charakters des Kopfgelenkapparates bei *Echidna* siehe meine vorige Arbeit (1907).

6) Die Verknorpelung der Ohrkapsel erfolgt von zwei Ausgangsstellen aus: 1) von dem lateralen Umfang des oberen Abschnittes des Ohrbläschens, 2) von der Umgebung der Pars inferior aus. Der letztere Knorpel entsteht ohne Zusammenhang mit der sub 1 genannten selbständigen periotischen Schale, dagegen im Anschluss an die Basalplatte. Die mediale Wand wird zuletzt vollständig; die Fenestra vestibuli und die Fenestra cochleae entsprechen unverknorpelt bleibenden Partien des periotischen Gewebes. In dem Modus der Verknorpelung darf ein Beweis für die Richtigkeit der Vorstellung gesehen werden, dass die Pars cochlearis der Amnioten-Ohrkapsel aus einem Theil der früher (noch bei Amphibien) soliden Basalplatte hervorgegangen ist.

7) Im hinteren Theil der Oticalregion bildet sich an der Decke der Schädelhöhle ein knorpeliges Tectum posterius, das durch eine hohe Supracapsularplatte mit dem oberen Rande der Ohrkapsel und mit dem Occipitalpfeiler in Verbindung steht. Topographisch gehört es mehr zur Ohrkapsel; ob an seiner resp. der Supracapsularplatte Bildung auch occipitale Theile Antheil nehmen, blieb unermittelt. Es ist aber sehr möglich, dass dies, wie überhaupt bei allen Amnioten, der Fall ist. Der vordere Theil der Supracapsularplatte entspricht der Parietalplatte der viviparen Säuger und ist auf ähnlich gelagerte Deckentheile bei Amphibien und Reptilien zurückzuführen. Der übrige Theil der Supracapsularplatte ist nur ein aufgerichteter Theil des Tectum posterius, wie es sich bei niederen Wirbelthieren findet.

8) Der den Utriculus und die Bogengänge bergende Abschnitt der Ohrkapsel liegt bei *Echidna* dorsal-lateral von dem Abschnitt, der den Sacculus und die Cochlea enthält. Dieser Anordnung, die als ein primitives Merkmal zu betrachten ist, entspricht die Lage des Foramen faciale am Vorderrand der Kapsel, die Lage des Tectum posterius am Dach des Cavum cranii und die Ausschliessung des Squamosums von der Begrenzung des Cavum cranii in der Labyrinthregion (durch die Supracapsularplatte). Bei den viviparen Säugern erfolgt eine Umlagerung der Kapsel in der Art, dass der früher obere Abschnitt hinter und lateral von dem früher unteren Abschnitt, die Axe der Gesammtkapsel also in die Horizontale zu liegen kommt. Damit gelangt das Foramen faciale an den Dorsalrand der Kapsel, das Tectum posterius an den caudalen Umfang, ja selbst (Mensch) an die Basis des Cavum cranii und das Squamosum zur Antheilnahme an der seitlichen Begrenzung des letzteren.

9) In der geringen Grösse der Labyrinthkapsel gegenüber dem Schädelraum liegt dagegen ein typisches Säugermerkmal von *Echidna* vor. Die geringe Betheiligung der kleinen Labyrinthkapsel an der Herstellung der Schädelseitenwand bedingt eben die Aufrichtung eines Theiles des Tectum posterius als „Supracapsularplatte“.

10) Der Facialis besitzt einen primären Canalis facialis, der anfangs mit dem Raum der Ohrkapsel vereinigt ist und erst secundär von diesem abgetrennt wird, doch so, dass seine Eingangsöffnung mit den Foramina acustica in einem Meatus acusticus internus vereint bleibt. Der Sulcus facialis unter der Crista parotica bleibt (ausser in seinem vordersten Anfangstheil) zeitlebens ventralwärts offen; er öffnet sich hinten durch das Foramen stylomastoideum primitivum, an dessen Begrenzung sich das obere Ende des Hyale betheiligt. Im Sulcus facialis läuft der Nerv mit der V. capitis lateralis zusammen.

11) Die Fenestra cochleae bleibt einfach; ein Aquaeductus cochleae wird von ihr nicht abgetrennt. Sie bewahrt also den Zustand des einfachen Foramen perilymphaticum, wie es bei Reptilien (Sauriern) besteht.

12) Auch im vorderen Theil der Oticalregion entsteht an der Decke des Cavum cranii eine Knorpelspange, die auf eine gleiche Bildung niederer Wirbelthiere zurückführbar ist.

13) An der Basis der Orbitotemporalregion kommen bei *Echidna* Knorpelgebilde zur Entstehung, die nach ihrer Lage zu der Hypophyse und den inneren Carotiden den Trabekeln der niederen Wirbelthiere vergleichbar sind. Sie gehen erst secundär Verbindungen unter sich (zur Bildung des Balkenbodens oder Bodens der Sella turcica) und mit benachbarten Skelettheilen (der Basalplatte, der Nasenkapsel und der hinteren Wurzel der Ala orbitalis) ein. Bei der Verschmelzung des Balkenbodens mit der Basalplatte werden die inneren Carotiden in Foramina carotica eingeschlossen. Zur Bildung eines Dorsum sellae kommt es nicht.

14) Die Ala temporalis entsteht in Homocontinuität mit der Trabecula, als ein Fortsatz derselben; sie bleibt immer sehr klein und auf einen basalen Abschnitt beschränkt. Ihr Schicksal im ausgebildeten Schädel ist noch nicht genügend bekannt. Ihre geringe Ausdehnung an der Basis des Cavum epiptericum bedingt, dass das Pterygoid und das Palatinum sich an der Herstellung des Bodens dieses Cavums (d. h. des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube) betheiligen. Siehe No. 53 u. No. 54.

15) Die Ala orbitalis verknorpelt selbständig und erlangt erst secundär Verbindungen mit anderen Theilen: durch die Commissura orbito-parietalis mit der Supracapsularplatte und der Ohrkapsel, durch die Commissura spheno-ethmoidalis mit dem Dach der Nasenkapsel, durch die Radix anterior mit dem lateralen Umfang des hintersten Theiles der Nasenkapsel, neben der Fenestra cribrosa, und durch die Taenia clino-orbitalis mit dem Balkenboden. Die beiden ersten Verbindungen verhalten sich wie bei anderen Säugern, die beiden letzten zeigen Besonderheiten.

16) Die Radix anterior der Ala orbitalis befestigt sich von vornherein nicht an der eigentlichen Schädelbasis, sondern an der Nasenkapsel. Dies erklärt sich durch die sehr starke Ausdehnung der Nasenhöhle in caudaler Richtung. Die Lamina infracribrosa, die ventral von der Lamina cribrosa die Nasenkapsel zum caudalen Abschluss bringt, hat den medialen Theil der Radix anterior alae orbitalis entweder zum Schwunde gebracht oder in sich aufgenommen. Das Erstere ist wahrscheinlicher (s. No. 30).

17) Die Taenia clino-orbitalis bildet die Radix posterior der Ala orbitalis, entspricht aber nicht der Radix posterior, wie sie sich bei viviparen Säugern findet. Bei letzteren wird dieselbe repräsentirt durch die Taenia metoptica, die das Foramen opticum caudal begrenzt, während die Taenia clino-orbitalis von *Echidna* die caudale Begrenzung der Fissura pseudooptica bildet, die ausser dem Opticus auch den Oculomotorius aus dem primordialen Cavum cranii austreten lässt. Auch liegt die Befestigungsstelle der Taenia clino-orbitalis an der Schädelbasis weiter hinten als die der Taenia metoptica.

18) Hinter der Taenia clino-orbitalis wird die Seitenwand des Primordialcraniums in der Orbitotemporalregion bei *Echidna* eingenommen von der grossen Fenestra spheno-parietalis, die im Wesentlichen der gleichnamigen Oeffnung der übrigen Säuger entspricht. (Die Verschiedenheit liegt in der verschiedenen Ausdehnung der Fissura pseudooptica einerseits und des Foramen opticum andererseits.) Durch die Fenestra sphenoparietalis treten der Trochlearis, Abducens und Trigeminus, sowie der Sinus transversus aus dem primordialen Cavum cranii heraus, letzterer, um in die V. capitis lateralis überzugehen.

19) Ein aufsteigender Theil der Ala temporalis kommt bei *Echidna* nicht zur Entwickelung. Statt seiner entsteht eine Bindegewebsplatte, Membrana spheno-obturatoria, die das Cavum epiptericum lateralwärts abschliesst, und aus deren später Verknöcherung das „Temporalflügelchen des Palatinums" und das „Alisphenoid" Van Bemmelen's (knöcherne Lamina spheno-obturatoria) hervorgehen. Aus der Thatsache, dass die Membrana spheno-obturatoria bei Embryonen und Beuteljungen mit der Ala temporalis zusammenhängt, kann der Schluss hergeleitet werden, dass sie einen Vorläufer der Knorpelplatte darstellt, die bei viviparen Säugern den aufsteigenden Theil der Ala temporalis vorbildet. Am ausgebildeten Schädel besteht zwischen der Lamina spheno-obturatoria und der Ala temporalis kein Zusammenhang mehr.

20) Wie der aufsteigende Theil der Ala temporalis bei den viviparen Säugern, so trennt bei *Echidna* die Membrana spheno-obturatoria den über dem basalen Theil der Ala temporalis gelegenen Theil der Orbitotemporalhöhle (das Cavum epiptericum) von dem Hauptraum derselben ab und fügt ihn dem Schädelraum hinzu. Das definitive Cavum cranii besteht somit in der Orbitotemporalregion aus dem primordialen Cavum cranii und den beiden Cava epipterica. Letztere bilden die basalen Gebiete der Seitentheile der mittleren Schädelgrube. In der eigenthümlichen Art der Begrenzung des Cavum epiptericum (Lamina spheno-obturatoria, Pterygoid, Palatinum; siehe No. 14) drückt sich eine ganz einseitige und selbständige Entwickelung des *Echidna*-Schädels aus, die sehr frühzeitig an der Wurzel des Säugerstammes eingesetzt haben müss, zu einer Zeit, als das Pterygoid noch vorhanden war.

21) In Folge der bedeutenden Ausdehnung der Membrana spheno-obturatoria ist auch der dem Schädelcavum einverleibte Raum bei *Echidna* grösser als bei den viviparen Säugern, namentlich nach vorn hin dehnt er sich weiter aus. Dieser Umstand bringt es mit sich, dass am ausgebildeten Schädel die Fissura pseudooptica, trotzdem sie fast an gleicher Stelle liegt wie das Foramen opticum der übrigen Säuger, doch von der Orbita aus nicht gesehen werden kann, sondern im Schädelraum versteckt liegt. Damit hängt es auch zusammen, dass der Opticus und der Oculomotorius, nachdem sie durch die Fissura pseudooptica hindurchgetreten sind, noch einmal in den Schädelraum gelangen, und dass in den letzteren das Ganglion sphenopalatinum sowie die vordere Hälfte des Ganglion oticum eingeschlossen werden.

22) Wie die Fissura pseudooptica, so wird auch die Fenestra sphenoparietalis in die definitive Schädelhöhle eingeschlossen. Die durch sie hindurchtretenden Nerven (Trochlearis, Trigeminus, Abducens), die bei Beuteljungen aus dem primordialen Cavum cranii in das Cavum epiptericum eintreten, gelangen so nach dem Abschluss desselben auch in den Seitentheil der mittleren Schädelgrube und werden erst durch die Auslassöffnungen des letzteren definitiv aus dem Schädel herausgeleitet. Nur ein kleiner Theil der Fenestra sphenoparietalis wird als Canalis prooticus abgetrennt; er leitet den Sinus transversus aus dem Schädelraum zur Vena capitis lateralis in den Sulcus facialis.

23) Als Auslassöffnungen aus dem Cavum epiptericum (dem Seitentheil der mittleren Schädelgrube) bleiben drei Foramina bestehen: 1) das Foramen pseudo-spheno-orbitale (für den II, III, IV, V, 1 und 2, VI), 2) das Foramen pseudo-ovale (für den V, 3), 3) die Fissura petropterygoidea

(für den N. tensor tympani, das Ganglion oticum). 1 und 2 sind Reste der ursprünglichen weiten Communication zwischen dem Cavum epiptericum und der Orbitotemporalhöhle, 3 ist ein Rest der früheren Communication zwischen Cavum epiptericum und Paukenhöhle. 1 und 2 sind für die durch sie austretenden Nerven secundäre Austrittsstellen (Austrittsstellen zweiter Ordnung); die primären Austrittsstellen (Austrittsstellen erster Ordnung) sind die Fissura pseudooptica und die Fenestra sphenoparietalis. Die beiden secundären Austrittsstellen unterscheiden sich von den entsprechenden der viviparen Säuger (Foramen spheno-orbitale s. Fissura orbitalis superior und Foramen ovale) durch ihre ganz andere Begrenzung.

24) Die Urform des Säugercraniums war tropibasisch, d. h. mit einem Septum interorbitale versehen. Letzteres ist bei den verschiedenen Säugerformen verschieden deutlich erkennbar und oft theilweise in die Nasenkapsel eingeschlossen. Bei *Echidna* ist das in besonders hohem Maasse der Fall (s. No. 29 u. No. 30). Aus dem bei Rhynchocephalen und Sauriern über dem Septum interorbitale vorhandenen Planum supraseptale geht bei den Säugern die Ala orbitalis hervor.

25) Das Ethmoidalskelet verknorpelt unabhängig von dem Skelet der Orbitotemporalregion und von mehreren getrennten Centren aus, die in dem perirhinischen Gewebe auftreten. Von diesen sind zwei unpaar: die vordere und die hintere Septalplatte; die übrigen paarig: je eine Lateralplatte (für Dach und Seitenwand), Caudalplatte (für die untere Hälfte des caudalen Umfanges), je zwei Centra für den primären Boden oder die Lamina transversalis anterior, je eine Cartilago paraseptalis und Cartilago palatina. Auch die Verknorpelung der Muscheln, soweit sie beobachtet werden konnte, erfolgt selbständig. Da die Stadienreihe nicht ganz lückenlos ist, so kann die selbständige Verknorpelung noch anderer Partien der Nasenkapsel nicht ausgeschlossen werden. Die Verknorpelung schreitet von hinten nach vorn vor. Secundär erfolgt Vereinigung des Ethmoidalskeletes mit dem Skelet der Orbitotemporalregion, und zwar an drei Stellen: der caudale Umfang der Nasenkapsel verschmilzt mit dem Balkenboden, der caudal-laterale Umfang mit der Radix anterior der Ala orbitalis, das Dach mit der Commissura spheno-ethmoidalis der Ala orbitalis.

26) Die Nasenkapsel von *Echidna* zeigt in ihrer Gesammtconfiguration weitgehende Aehnlichkeiten mit der der Saurier, doch erinnern einige Punkte auch an die Verhältnisse bei den Amphibien, so die Bildung einer breiten Crista marginalis an der Lamina transversalis anterior und der Durchtritt des Ductus nasolacrimalis durch den hinteren Theil der Fenestra narina. Die Gaumenknorpelplatte, die sich hinter dem Foramen nasopalatinum in den secundären Gaumen einlagert, ist auf die Cartilago ectochoanalis der Saurier zurückzuführen. Mit den Verhältnissen bei *Echidna* ist jedenfalls der Anschluss der Nasenkapsel der Säuger an die der niederen Vertebraten gegeben.

27) Die narine Mündung des Ductus nasolacrimalis, d. h. der Durchtritt des Ganges durch die Fenestra narina, der sich bei *Echidna* wie wohl bei den meisten Säugern findet und ein an die Amphibien anschliessendes Merkmal bildet, darf als das ursprünglichere Verhalten angesehen werden; die Frage, wie sich daraus der infraconchale Mündungstypus bei den Sauriern ableitet, bedarf weiterer Untersuchung.

28) Eine specifische Säuger-Eigenthümlichkeit liegt darin, dass hier ein Raum der ursprünglichen Nasenkapsel, der Recessus supracribrosus, dem Schädelraum zugetheilt wird. Dies geschieht durch die Ausbildung der Lamina cribrosa, die nicht im Gebiet der ursprünglichen Fenestra olfactoria, sondern in dem der weiter nasalwärts gelegenen „Fenestra cribrosa“ erfolgt, und zwar durch Verknorpelung des zwischen den Olfactoriusästen gelegenen Gewebes. So wird der oberste Theil des Septum nasi als Crista galli in den Schädelraum eingeschlossen, so kommt es auch, dass der N. ethmoidalis bei den Säugern aus der Orbita durch die Fissura orbitonasalis nicht direct in den Raum der Nasenkapsel, sondern erst in die

Schädelhöhle tritt. Bei *Echidna*, die in der Ausbildung der Lamina cribrosa bereits typischen Säugercharakter zeigt, geht die Hauptfortsetzung des Nerven, der N. lateralis nasi, auch bereits aus dem Schädelcavum wieder direct auf die äussere Oberfläche der Kapsel, ohne den Innenraum derselben passirt zu haben.

29) Die Nasenkapsel der Säuger leitet sich von einer Kapselform ab, bei der, wie z. B. bei Rhynchocephalen und Sauriern, die Hinterwand (d. i. die beiderseitigen Plana antorbitalia) sowie die Cartilago paraseptalis nur in loser Verbindung mit dem Septum standen. Indem auf der Grundlage eines solchen Zustandes die Nasenhöhle bei den Säugern eine grössere Entfaltung erfuhr, konnte die Hinterwand nach hinten hin vorgeschoben werden, wodurch ein Theil des früheren Septum interorbitale (der reptilischen Säuger-Ascendenten) in intranasale Lage kam, d. h. zur Vergrösserung des Nasenseptums Verwendung fand. Das Maass, in dem dieser Vorgang als erfolgt angenommen werden muss, ist bei den einzelnen Säugern, entsprechend der verschiedenen Entfaltung des Geruchsorganes sehr verschieden, und dementsprechend ist der Theil des Septum interorbitale, der als solches bei den Säugern frei bleibt, sehr verschieden gross (s. No. 24).

30) Bei *Echidna* dehnt sich die Nasenhöhle in caudaler Richtung ganz besonders weit, nämlich bis nahe an die Hypophyse, aus. Dies hat zur Folge, dass ein grösserer Theil der Nasenkapsel, als sonst bei Säugern üblich ist, in subcerebraler Lage liegt, und dass die Hinterwand der Kapsel sich weit in den Schädelraum hinein vorwölbt. Diese Hinterwand, die Lamina infracribrosa, entspricht sicherlich in der Hauptsache den Plana antorbitalia der übrigen Säuger sowie der Reptilien und Amphibien; ob mit ihr auch die medialen Abschnitte der vorderen Wurzeln der Alae orbitales verschmolzen sind, lässt sich mit Sicherheit nicht sagen (s. No. 16). Die Lamina infracribrosa steigt von dem Balkenboden der Orbitotemporalregion aus auf, es ist somit bei *Echidna* das ganze Septum interorbitale als in die Nasenhöhle eingeschlossen zu betrachten.

31) Die sehr starke Ausdehnung der Nasenhöhle in caudaler Richtung hat bei *Echidna* auch zu einer besonderen Fixation des hinteren Theiles der Nasenkapsel schon auf dem Knorpelstadium geführt: die Hinterwand ist mit dem Balkenboden und mit dem Septum verwachsen, und die Lamina transversalis posterior schliesst sich dementsprechend unmittelbar an den Balkenboden an. In diese Gruppe von Merkmalen gehört auch die Reduction der Cartilago paraseptalis auf das vordere Stück, das zu einer röhrenförmigen Kapsel für das Jacobson'sche Organ geworden ist und in Anpassung an die hohe Entfaltung des Organes ebenfalls eine gute Ausbildung und sogar im Inneren eine Leisten-(Muschel-)Bildung zeigt.

32) Wie bei allen Säugern bleibt auch bei *Echidna* der vorderste Theil des primordialen Nasenskeletes als „knorpelige Nase" bestehen, während der hintere grössere Theil verknöchert. Im Bereiche jenes vordersten Theiles sind bemerkenswerthe Bildungen das Atrioturbinale, das von der Decke aus in einen vielleicht als Klappe dienenden Wulst des Atrium vorspringt, sowie die Crista marginalis, die eine starke Verbreiterung des Bodens (der Lamina transversalis anterior) schafft. Sie zeigt eine auffallende Aehnlichkeit mit der bei Anuren vorhandenen Crista subnasalis.

33) Die Skeletverhältnisse sprechen für die Richtigkeit der Vorstellung, dass das Maxilloturbinale die Hauptmuschel der Reptilien darstellt.

34) Das Nasoturbinale entsteht sehr spät und hat, wie Seydel richtig vermuthete, nichts mit dem viel früher aufgetretenen Muschelwulst zu thun. In dem letzteren wurden bis zum Beuteljungenstadium 51a drei knorpelige Muschelbildungen (Ethmoturbinalia) festgestellt; die Ausbildung der weiteren wurde bisher nicht verfolgt, doch liess sich auf dem ältesten Beuteljungenstadium eine verticale Leiste constatiren, die von der Caudalwand der Nasenkapsel vorspringend das hinterste blinde Ende der Nasenhöhle (jeder Seite)

in eine mediale und eine laterale Nische theilte. Sie ist wohl auch die Anlage eines Ethmoturbinale, doch konnte nicht festgestellt werden, des wievielten.

35) Der Hammer entsteht im Mandibularbogen und stand, soweit es sich um seinen primordialen Antheil handelt, schon auf dem frühesten Stadium, auf dem er überhaupt erkennbar war (erster Beginn der Verknorpelung), in Homocontinuität mit dem Meckel'schen Knorpel. Auch das Manubrium entsteht im Mandibularbogen.

36) Die Anlage des Ambosses wird erst später erkennbar, und zwar auch erst bei der Verknorpelung. Das späte Auftreten, die geringe Grösse und die nur syndesmotische Verbindung des Ambosses mit dem Stapes und dem Malleus sind als Zeichen der Rückbildung des Incus aufzufassen.

37) Die Befunde bei *Echidna* bieten keine Veranlassung, von der Anschauung, dass der Amboss das Quadratum und der primordiale Antheil des Hammers das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels repräsentire, abzuweichen.

38) Aus der Synchondrose, die sich zwischen den vorderen Enden beider Meckel'schen Knorpel ausbildet, geht eine, wie es scheint, bleibende Synchondrose der beiderseitigen Unterkiefer hervor.

39) Der Stapes entsteht in einem Blastem, das mit dem periotischen Blastem zusammenhängt. Seine genetische Zugehörigkeit zu demselben ist damit aber nicht erwiesen; die Topographie der Ohrblase zum oberen Ende des Zungenbeinbogens macht es recht wohl denkbar, dass jenes Blastem, in dem der Stapes auftritt, hyaler Natur ist. Die Verknorpelung des Stapes erfolgt etwa gleichzeitig mit dem Auftreten von Knorpel in der hyalen Skeletspange, aber ohne jeden Zusammenhang mit derselben; sie geht der des periotischen Gewebes voraus. Die Vorstellung, dass der Stapes auf die Hyomandibula der Fische zurückzuführen sei, kann noch nicht als widerlegt betrachtet werden.

40) Am Aufbau des Zungenbeins betheiligen sich, wie es für die Säuger typisch ist, eine Copula, das Hyale und das Branchiale I. Das obere Ende des Hyale tritt in Homocontinuität mit dem hinteren Ende der Crista parotica und begrenzt so das Foramen stylomastoideum primitivum ventral (s. No. 10). Die Gliederung des Hyale erfolgt secundär und spät und setzt an einem einheitlichen Knorpelstab ein.

41) Wie überall, so treten auch bei *Echidna* die Deckknochen früher, und zwar erheblich früher auf als die Ersatzknochen.

42) Von selbständigen Ersatzknochen-Anlagen waren auch auf dem ältesten untersuchten Beuteljungenstadium erst die der beiden Pleurooccipitalia und die des Supraoccipitale aufgetreten. Ausser von selbständig auftretenden Ersatzknochen aus erfolgt die Ossification des Chondrocraniums aber zum Theil auch in directem Anschluss an Deckknochen. Der Ersatz des Chondrocraniums durch Knochen wird schliesslich sehr vollständig, doch bleibt auch bei *Echidna* der vorderste Theil des Knorpelschädels als knorpeliges Nasengerüst unverknöchert.

43) Das Parietale entsteht paarig und liegt anfangs ganz lateral auf der Commissura orbitoparietalis. Die hinteren Hälften beider Parietalia verschmelzen schon auf Beuteljungenstadien so vollständig, dass keine Spur einer Sagittalnaht zu sehen ist.

44) Von einem selbständigen Interparietale ist auch embryologisch keine Spur nachweisbar.

45) Das Frontale entsteht ebenfalls paarig und ganz lateral an der Aussenfläche der Ala orbitalis. Im Anschluss an diesen zuerst entstehenden Abschnitt, der der späteren Pars orbitalis entspricht, bildet sich dann erst der horizontal am Schädeldach gelegene, die Squama. Der vordere Theil des Frontale wächst

auf die Commissura spheno-ethmoidalis und die Nasenkapsel vor, die Vereinigung der beiderseitigen Knochen erfolgt viel später als die der Parietalia. Ein Postfrontale besteht nicht.

46) Das Squamosum entsteht als Deckknochen am lateralen Umfang der Ohrkapsel und der Commissura orbitoparietalis. Zwischen ihm und den genannten primordialen Skelettheilen bleibt der Temporalkanal bestehen, der sicherlich von dem Temporalkanal der Reptilien abzuleiten ist. Sein Erhaltenbleiben bei den Monotremen dürfte in erster Linie durch die Pars posterior des M. temporalis bedingt sein, die, wie bei Amphibien und Reptilien, sich auf der Seitenwand der Ohrkapsel weit nach hinten ausdehnt. Die Vorstellung RABL's, dass die geringere Weite des Kanales bei *Echidna* gegenüber *Ornithorhynchus* in letzter Instanz auf die grössere Ausdehnung des Schädelcavums in der fraglichen Gegend zurückzuführen ist, trifft wahrscheinlich das Richtige. Auch die geringere Ausbildung des Caput posterius des Temporalis von *Echidna* kann als Folge dieser Raumbeengung aufgefasst werden. Das Fortwirken des gleichen ursächlichen Momentes, nämlich die weitere Vergrösserung des Gehirnes und damit des Schädelcavums dürfte dann auch das völlige Verschwinden des der Ohrkapsel aufliegenden Temporaliskopfes und damit des Temporalkanales bei den übrigen Säugern zur Folge gehabt haben. Hand in Hand mit dieser Reduction des intrasquamosal gelegenen Temporalis posterior ging wahrscheinlich die Ausbildung des extrasquamosalen Ursprunges, der sich bei den meisten Säugern findet, und als dessen Folge dann endlich das für diese charakteristische Verhalten des Processus zygomaticus gelten darf: das Heraustreten desselben aus der Ebene der Squamosumplatte. So betrachtet, erscheint auch das Verhalten des Jochfortsatzes bei *Echidna*, wo er in gleicher Ebene liegt wie die Squamosumplatte selbst, als das ursprüngliche Verhalten und in natürlichem Zusammenhang mit den übrigen Besonderheiten des Squamosums. Das Squamosum wird in der Labyrinthregion durch die Ohrkapsel und die Supracapsularplatte von der Begrenzung der Schädelhöhle ausgeschlossen; ob es in der Orbitotemporalregion Antheil an derselben besitzt, ist noch fraglich. Nach dem Verhalten auf den Beuteljungenstadien ist es wahrscheinlicher, dass es auch in dieser Gegend nur aussen von der eigentlichen Schädelwand liegt, die durch die Ossification der Commissura orbitoparietalis und der Membrana spheno-obturatoria zu Stande kommt. Die Antheilnahme des Squamosums an der Begrenzung des Schädelcavums bei den viviparen Säugern erklärt sich durch die Umlagerung der Ohrkapsel und das Auftreten der Pars ascendens der Ala temporalis, die eine geringere Ausdehnung besitzt als die Membrana sphenoobturatoria. — An der Innenfläche des Squamosums tritt auf älteren Beuteljungenstadien Knorpel auf, der wohl auf die Ohrkapsel zurückzuführen ist; bis auf die mandibulare Gelenkfläche erstreckt er sich aber nicht.

47) Das Nasale entsteht als Deckknochen auf dem hinteren Theil des Nasenkapseldaches.

48) Das Septomaxillare entsteht als Deckknochen an der Seitenwand der Nasenkapsel, aussen von dem hinteren Theil der Fenestra narina. Es bleibt lange selbständig und verschmilzt erst spät mit dem Praemaxillare zum Incisivum, an dem es dann den Processus extranasalis bildet. Der Besitz eines längere Zeit selbständigen, dem Septomaxillare der Reptilien und Amphibien entsprechenden Knochens ist ein primitives Merkmal des Monotremenschädels.

49) Das Parasphenoid ist ein Deckknochen der Schädelbasis, dessen erste Anlagerungsstätte die Wurzel der Ala temporalis darstellt. Es entspricht dem Seitentheil des grossen einheitlichen Parabasale niederer Wirbelthiere und der medialen Lamelle des Flügelfortsatzes der viviparen Säuger. Letztere trägt also ihren Namen „Pterygoid" zu Unrecht. Gegenüber dem Parasphenoid der viviparen Säuger ist das von *Echidna* durch seine ganz versteckte Lage ausgezeichnet, die mit der starken Ausdehnung des harten Gaumens und der des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube zusammenhängt. In Folge des letzteren Momentes

wird der vordere Theil des Parasphenoids in die kanalartige Verlängerung der mittleren Schädelgrube eingeschlossen, die zu dem Foramen pseudo-spheno-orbitale führt. In diesen Kanal mündet dann auch das Foramen parabasale des Parasphenoids, durch das der N. Vidianus hindurchtritt, um zu dem Ganglion sphenopalatinum zu gelangen (s. No. 21). Knorpelgewebe kommt in der Entwickelung des Parasphenoids bei *Echidna* nicht zur Ausbildung, dagegen gewinnt der Knochen frühzeitig innige Beziehungen zum Knorpel des Primordialcraniums, indem er sich diesem (der Ala temporalis) streckenweise ganz unmittelbar, ohne trennendes Bindegewebe, anlegt. Unter ihm wurde noch beginnender Zerfall des Knorpels beobachtet.

50) Der Vomer zeigt in seiner ersten Anlage paarigen Charakter, wird aber bald zu einem einheitlichen Knochen. Er entsteht als Deckknochen am Ventralrand des Nasenseptums; die vertical stehende Leiste, die das Septum ergänzt und auch zwischen den beiderseitigen Ductus nasopharyngei eine niedrige Scheidewand bilden hilft, bildet sich secundär und von vornherein unpaar. Eine Aehnlichkeit des Vomer von *Echidna* mit dem vorderen Längsschenkel des Parabasale niederer Wirbelthiere ist zweifellos vorhanden, doch aber ist eine Homologie beider Gebilde sehr unwahrscheinlich. Der Säuger-Vomer ist entstanden aus der Verwachsung beider Reptilien-Vomeres; auch bei Säugern finden sich Hinweise darauf, dass seine ursprüngliche Anlagerungsstelle nicht das Septum nasi, sondern die Cartilagines paraseptales waren.

51) Das Praemaxillare ist im Embryonal- und frühen Beuteljungenzustand ein unparer Knochen, an dem die unpaare Pars praenasalis und die zwei paarigen Partes palatinae zu unterscheiden sind. Letztere hängen ausser durch den Pränasaltheil noch unter einander an der Basis des Eizahnes zusammen, in dessen Hartsubstanz ihre Knochenbälkchen übergehen. Die Pars praenasalis entsteht selbständig und von vornherein unpaar, zudem später als die Partes palatinae. Im Laufe der Entwickelung gehen die Pars praenasalis und der Eizahn zu Grunde, und damit werden die Partes palatinae zu selbständigen paarigen Knochen. Ein jeder derselben verschmilzt endlich (aber spät) mit dem Septomaxillare seiner Seite und bildet mit diesem zusammen das Incisivum des erwachsenen Thieres. An diesem stellt die Pars palatina des Praemaxillare das Corpus und das Septomaxillare den Processus extranasalis dar. Vorübergehend tritt an der Pars palatina ein kurzer Processus palatinus medialis auf. Das Praemaxillare entsteht als erster von allen Deckknochen, sogar noch vor der Verknorpelung des vorderen Theiles der Nasenkapsel, an den es sich anlagert. Grund dafür ist seine frühe Inanspruchnahme zur Stütze des Eizahnes. Die Pars palatina entspricht morphologisch dem Theil, der bei zahntragendeu Vertebraten den Kieferrand bildet. Das Auftreten einer Pars praenasalis bedeutet ein primitives Merkmal des *Echidna*-Schädels; dieser vor der vorderen Nasenkuppel aufsteigende Theil, der bei niederen Vertebraten sich in weiter Verbreitung findet, ist bei den meisten viviparen Säugern zu Grunde gegangen. Als Folge dieses Schwundes erklärt sich das weite Vorwachsen des knorpeligen Nasengerüstes vor den Kieferrand, wie es sich bei vielen Säugern findet.

52) Das Maxillare entsteht als Deckknochen an der Nasenkapsel und zeigt im Wesentlichen das typische Säuger-Verhalten. Bemerkenswert ist die grosse Anzahl von Nervenlöchern, die aus seinem Canalis infraorbitalis herausleiten. Die meisten liegen an der Gesichtsfläche (For. maxillofacialia), zwei an der Gaumenfläche (For. maxillopalatina). Eine grössere, als For. infraorbitale anzusprechende Oeffnung besteht nicht. Weitere Besonderheiten liegen darin, dass das Maxillare mit dem Squamosum zusammen den Jochbogen bildet und mit dem Frontale zusammen das Foramen lacrimale begrenzt. Weder von einem selbständigen Zygomaticum, noch von einem Lacrimale sind Spuren vorhanden.

53) Auch das Palatinum stellt einen Belegknochen der Nasenkapsel dar. Zuerst entsteht die Pars horizontalis, dann die Pars perpendicularis, an der eine laterale und eine mediale Lamelle unterscheidbar

sind. Beide fassen die untere Randpartie der Nasenkapsel-Seitenwand zwischen sich. Die laterale an der Aussenfläche dieser Wand aufsteigende Lamelle ist die ausgedehntere; in eine Beziehung zu den Nasenmuscheln tritt sie natürlich nicht. Das Palatinum umschliesst den Canalis pterygopalatinus, der von der Regio pterygopalatina durch 2 Foramina, das For. sphenopalatinum und das For. pterygopalatinum, zugängig ist und sich mit 2 oder 3 Foramina palatina an der Gaumenfläche öffnet. Das For. sphenopalatinum führt ausserdem in den Canalis sphenopalatinus, der unter dem Ventralrand der Nasenkapsel-Seitenwand in die Nasenhöhle leitet. Von dem gewöhnlichen Säugerverhalten abweichend ist die Antheilnahme des Palatinums an der Bildung des Bodens des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube. Sie erklärt sich aus der grösseren Ausdehnung, die dieser Schädeltheil bei *Echidna* besitzt, und aus der geringen Grösse der Ala temporalis (s. No. 14).

54) Das Pterygoid tritt zuletzt von allen Deckknochen des Schädels auf und wesentlich später als die anderen. Es entsteht hinter dem Palatinum ventral von der Ala temporalis und der Pars cochlearis der Ohrkapsel. Mit seinen lateralen Theilen den Boden des Cavum epiptericum bildend, gelangt es, bei der Einverleibung des letzteren in den Schädelraum, zur Theilnahme an der Herstellung des Schädelbodens im Bereich des Seitentheiles der mittleren Schädelgrube. Hierin darf das Moment gesehen werden, durch das es bei *Echidna* vor dem Untergang bewahrt blieb, dem es bei den viviparen Säugern anheimfiel. *Ornithorhynchus* steht in dieser Hinsicht den letzteren näher, da bei ihm das Pterygoid zu jener Verwendung nicht herbeigezogen wurde und somit rudimentär werden konnte. Die späte Entstehung des Knochens darf wohl auch bei *Echidna* als Zeichen regressiver Entwickelung angesehen werden. Siehe auch No. 14 und 20. Der Besitz eines dem Pterygoid der niederen Wirbelthiere entsprechenden Knochens gehört zu den primitiven Merkmalen des *Echidna*-Schädels.

55) Das Tympanicum entsteht als Deckknochen am ventralen Umfang des Meckel'schen Knorpels; es bleibt zeitlebens auf dem Zustand eines schmalen Ringes stehen. Die Anschauung von van Kampen, dass es auch phylogenetisch auf einen Unterkiefer-Deckknochen niederer Wirbelthiere zurückzuführen sei, ist wahrscheinlich richtig; ihre Prüfung hat in Zusammenhang mit der Frage nach der Gleichwerthigkeit oder Ungleichwerthigkeit der Trommelfellbildungen bei Reptilien und Säugern zu erfolgen.

56) Das Goniale entsteht als Deckknochen am medial-ventralen Umfang des Meckel'schen Knorpels dicht vor dem proximalen Ende desselben; im ausgebildeten Schädel bildet es den Proc. anterior (Folii) des Hammers. Es entspricht dem an gleicher Stelle gelegenen Deckknochen des Reptilien-Unterkiefers, der mit dem Articulare verschmilzt (von mir früher als Postoperculare bezeichnet), hat aber mit dem Angulare der Reptilien nichts zu thun. Die Durchbohrung durch die Chorda tympani, die das Goniale bei Sauriern und manchen Säugern, auch bei *Ornithorhynchus* zeigt, fehlt bei *Echidna*, die hierin den abgeänderten Zustand repräsentiren würde. Die innige Verbindung des Goniale mit dem Körper des Hammers, der aus dem proximalen Endstück des Meckel'schen Knorpels hervorgeht, wird schon frühzeitig angebahnt, durch Ausbildung einer perichondralen Knochenlamelle, die mit dem Goniale in Verbindung steht. Sie scheint selbständig aufzutreten und nur sehr bald mit dem Goniale zusammenzufliessen. Unter ihr konnte schon aui Stadium 51a Beginn des Knorpelzerfalles beobachtet werden.

57) Die Mandibula entsteht als Deckknochen des Meckel'schen Knorpels, gewinnt aber später in ihrem vorderen Abschnitt engere Beziehungen zu dem letzteren, und dieser betheiligt sich an ihrer Bildung eine Strecke weit in der Weise, wie sich ein primordialer Knorpel an der Bildung eines Ersatzknochens betheiligt, d. h. indem er zu Grunde geht und durch Knochen ersetzt wird. An der Bildung des proximalen Endes des Unterkiefers nehmen primordiale Skelettheile nicht theil, auch kommt es hier nicht

zur Ausbildung der „accessorischen Knorpelkerne“. Zwischen den beiderseitigen Unterkiefern bilden sich zwei intermandibulare Verbindungen: eine Synchondrose, die aus der Synchondrose der MECKEL'schen Knorpel hervorgeht, und eine Syndesmose, die davor selbständig entsteht. Beide bleiben (nach der Darstellung von WESTLING) beim erwachsenen Thier vorhanden. Der Beweis, dass der Unterkiefer der Säuger ausser dem Dentale der Sauropsiden auch noch das Operculare enthalte, ist noch nicht geführt; die Annahme, dass in ihn auch das Articulare eingegangen sei, ist zweifellos ein Irrthum. Die charakteristische Lage des *Echidna*-Unterkiefers, die sich darin äussert, dass die sonst (bei anderen Säugern) dorsale Kante lateralwärts blickt, bildet sich während der Beuteljungenstadien aus und hängt wohl mit der starken Ausweitung der Schädelhöhle zusammen.

58) Das Kiefergelenk bildet sich als ein einfacher Schleimbeutel zwischen dem Bindegewebsüberzug des proximalen Endes der Mandibula, in den der M. pterygoideus externus einstrahlt, und dem des Squamosums. Auf diesem Zustand eines einfachen Schleimbeutels bleibt das Gelenk nach LUBOSCH zeitlebens stehen; er ist im Wesentlichen als primitiv aufzufassen. Der Discus articularis, der bei den meisten viviparen Säugern die Höhle des Kiefergelenkes in 2 Etagen theilt, geht aus dem Bindegewebsüberzug des Kiefergelenkendes (der „Sehnenkappe“ des Pterygoideus externus) dadurch hervor, dass in dem Bindegewebe eine zweite Schleimbeutelbildung auftritt. Der stehen bleibende Theil des Bindegewebsüberzuges ist der Discus. Die faserknorpelige Structur des letzteren ist secundär, nicht aber ein Hinweis auf etwaige primordiale Abkunft.

59) Somit bietet der *Echidna*-Schädel Merkmale verschiedener Art: 1) solche, die bereits typisch säugerartig sind; 2) solche, die an niedere Formen, namentlich Reptilien, anknüpfen, also primitiven Charakter zeigen; 3) solche, die als Resultate einer besonderen einseitigen Entwickelung, theils in progressiver, theils in regressiver Richtung, aber von einem sehr primitiven Ausgangszustand aus, anzusehen sind. Zu den wichtigsten Säuger-Merkmalen gehören: die Einverleibung des Cavum epiptericum und des Recessus supracribrosus in den Schädelraum, die Verwendung des Septum interorbitale zur Vergrösserung des Nasenseptums, das Vorhandensein eines secundären Kiefergelenkes, und in Zusammenhang damit die Verwendung der Componenten des primären Kiefergelenkes als Hammer und Amboss. Zu den primitiven Merkmalen rechne ich besonders: die Einheitlichkeit des Atlanto-occipitalgelenkes und seinen Zusammenhang mit dem ebenfalls einheitlichen Atlanto-epistrophicalgelenk; die Steilstellung der Ohrkapsel mit ihren Folgeerscheinungen (No. 8); die geringe Entwickelung der Pars cochlearis der Ohrkapsel; die geringe Entwickelung der Ala temporalis, die noch sehr an den Processus basipterygoideus der Rhynchocephalen und Saurier gemahnt; die Uebereinstimmungen in der Configuration des Nasenskeletes mit dem der Saurier; das Vorhandensein eines echten Pterygoids, eines Processus praenasalis des Praemaxillare, das selbständige Auftreten des Septomaxillare, den Canalis temporalis. Merkmale einseitiger Entwickelung endlich sind hauptsächlich: die grosse Ausdehnung des Cavum epiptericum, das dem Schädelraum zugeschlagen wird; seine eigenthümliche Begrenzung durch die Lamina spheno-obturatoria, das Pterygoid und das Palatinum; die sehr bedeutende Ausdehnung der Nasenhöhle in caudaler Richtung mit ihren Folgeerscheinungen (Ausbildung der Lamina infracribrosa, Verwachsung der Nasenkapsel mit dem Balkenboden, Verhalten der Radix anterior alae orbitalis); die Ausbildung der Taenia clino-orbitalis als Radix posterior der Ala orbitalis, die starke Verlängerung des Gaumens, das Fehlen eines Zygomaticums und eines Lacrimale.

60) Nach alledem rechtfertigt sich der Schluss, dass der *Echidna*-Schädel ein Säugerschädel ist, der schon sehr frühzeitig, gewissermaassen in statu nascendi des Säugerschädels, von der Hauptentwickelungsbahn abgewichen ist und selbständige Wege eingeschlagen hat. Ein directer Anschluss der Schädel der viviparen Säuger an den *Echidna*-Schädel ist ganz unmöglich.

61) Wenn auch in einigen Punkten bei dem Suchen nach Vergleichsobjekten bis auf die Amphibien zurückzugreifen war, so ergaben sich doch in den wichtigsten Punkten ganz unverkennbare Anknüpfungen an den Reptilienschädel, eine Bestätigung des von mir schon 1900 ausgesprochenen Satzes, „dass das Säugercranium seinem ganzen Aufbau nach mit den übrigen Amnioten-Cranien zusammengehört, aber nicht von einem Amphibien-Cranium direct abgeleitet werden kann". Ja, ich möchte hier noch weiter gehen und im Hinblick auf gewisse Ergebnisse der Schädeluntersuchung (Ableitung des Condylus duplex von einem reptilischen Condylus reniformis, Ableitung der Nasenkapselbildungen von einer Form, deren hintere Kuppel losgelöst vom Septum war, Ableitung der Ala temporalis von dem Proc. basipterygoideus, Umwandlung von Quadratum und Articulare in Hammer und Amboss) noch specieller die Ansicht aussprechen, dass es kleine streptostyle Reptilienformen gewesen seien, an die sich die Säuger anschlossen.

Freiburg i. B., 1. August 1907.

Literaturverzeichniss.

1904 Alexander, G., Entwickelung und Bau des inneren Gehörorganes von ***Echidna aculeata***. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierohres. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), Theil 2, 1904, p. 1—118. 23 Taf. u. 24 Figg. im Text.

1879 Baumüller, B., Ueber die letzten Veränderungen des Meckel'schen Knorpels. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. XXXII, Heft 3, 1879, p. 466—511. 2 Taf.

1895 (1896) Beck, Wilhelm, Ueber den Austritt des N. hypoglossus und N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim Menschen und in der Reihe der Säugethiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. Anat. Hefte, Bd. VI, Heft 2 (= Heft 18), 1895, p. 249—345. 4 Taf. (Jahreszahl von Bd. VI: 1896.)

1898 Bemmelen, J. F. Van, On Reptilian affinities in the temporal region of the Monotreme-skull. Proceedings of the International Congress of Zoology, Cambridge 1898, p. 163—165.

1899 Derselbe, The results of a comparative investigation concerning the palatine, orbital, and temporal regions of the Monotreme-skull. Proc. of the Meetings of the Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, 1899, p. 81—84.

1900 Derselbe, Ueber den Schädel der Monotremen. Zool. Anz., Bd. XXIII, 1900, p. 449—461.

1900 Derselbe, Further results of an investigation of the Monotreme-skull. Proceedings of the Meetings of the Kon. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1900, p. 130—132.

1901 Derselbe, Der Schädelbau der Monotremen. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), 1901, p. 727— 798. 3 Taf. u. 6 Figg. im Text.

1904 Bolk, Louis, Entwickelungsvorgänge in der occipitalen Region des Primordialcraniums beim Menschen. Petrus Camper, Dl. II, Afl. 3, 1904, p. 315—327. 1 Taf. u. 1 Fig. im Text.

1897 Born, G., Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. IV, 1897, p. 349—465 und p. 517—627. 11 Taf.

1899 Broman, Ivar, Die Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte, Bd. XI, Heft 4, 1899. 6 Taf. u. 14 Figg. im Text.

1890 Broom, R., On the fate of the quadrate in Mammals. The Annals and Magazin of Natural History, Ser. 6, Vol. VI, 1890, p. 409—411.

1895a Derselbe, On the homology of the palatine process of the Mammalian premaxillary. Proc. of the Linnean Society of New South Wales, Vol. X (2. Series), 1895, p. 477—485.

1895b Derselbe, On some developments of the Mammalian prenasal cartilage. Proc. of the Linnean Society of New South Wales, Vol. X (2. Series), 1895, p. 555—562. 1 Pl.

1895 (1896) Derselbe, On the organ of Jacobson in the Monotremata. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XXX, N. S. Vol. X, Pt. 1, 1895, p. 70—80. 1 Taf. (Jahreszahl des Bandes: 1896.)

1902 (1903) Derselbe, On the Mammalian and Reptilian vomerine bones. Proc. of the Linnean Society of New South Wales, 1902, Pt. 4, 1903, p. 545—560. 3 Pl.

1883 Decker, Friedrich, Ueber den Primordialschädel einiger Säugethiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXXVIII, 1883, p. 190—233. 1 Taf.

1901 Denker, Alfred, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III (Denkschr. d. Med.-Naturwissenschaft. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI), 1901, p. 635—662. 2 Taf. u. 2 Figg. im Text.

1893 Dreyfuss, Robert, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfells des Menschen und der Säugethiere. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe, Bd. II, Heft 3, 1893, p. 607—662. 2 Taf.

1903 Drüner, L., Ueber die Muskulatur des Visceralskeletes der Urodelen. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903, p. 545—571. 16 Abbild.

1904 Derselbe, Ueber die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz., Bd. XXIV, No. 10 u. 11, 1904, p. 257—289. 20 Abbild.

1886 Dubois, Eug., Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz., Jahrg. 1, 1886, p. 178—186, 225—231. 12 Abbild.

1835 Dugès, Anton, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges. Mémoires présentés par divers savans à l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France, Sciences mathémat. et physiques, T. VI, Paris 1835.

1869 Dursy, Emil, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Mit Atlas. Tübingen 1869.

1900 Ellenberger, W., und Baum, H., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Hausthiere. 9. Auflage der in 1.—4. von Gurlt, in 5. von Leisering und Müller, in 6. und 7. von Leisering, Müller und Ellenberger, in 8. Aufl. von Ellenberger, Müller und Baum bearbeiteten Anatomie der Hausthiere. Berlin 1900.

1899 Eschweiler, R., Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugethiere. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwgsch., Bd. LIII, 1899, p. 558—622. 4 Taf. u. 4 Figg. im Text.

1899 Derselbe, Die Fenestra cochleae bei *Echidna hystrix*. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899, p. 584—590. 3 Figg.

1904 Derselbe, Zur Entwickelung des schallleitenden Apparates, mit besonderer Berücksichtigung des Musculus tensor tympani. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwgsch., Bd. LXIII, 1904, p. 150—196. 4 Taf., 6 Textfigg.

1905 Fawcett, Edward, On the early stages in the ossification of the pterygoid plates of the sphenoid bone of man. Anat. Anz., Bd. XXVI, 1905, p. 280—286. 5 Figg.

1886—87 Ficalbi, Eugenio, Sulla ossificazione delle capsule periotiche nell'uomo e negli altri mammiferi. Roma 1887. Estratto dagli Atti della Reale Accademia medica di Roma, Anno 13, Ser. 2, Vol. III, 1886—1887. 1 Taf.

1901a Fischer, Eugen, Bemerkungen über das Hinterhauptgelenk der Säuger. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901, p. 1—6. 2 Abbild.

1901b Derselbe, Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugethierschädels. Anat. Hefte, Bd. XVII, 1901, p. 467—548. 6 Taf., 2 Figg. im Text.

1903 Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. V, Heft 3, 1903, p. 383—414. 2 Taf. u. 4 Textfigg.

1852 Fischer, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier, anatomisch untersucht. Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturwissenschaften, herausgeg. von d. Naturwissenschaftl. Verein in Hamburg, Bd. II, Abt. 2, 1852. 3 Taf.

1888 Flower, William Henri, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der 3. unter Mitwirkung von Dr. Hans Gadow durchgesehenen Original-Ausgabe. Mit 134 Figg. im Text. Leipzig 1888.

1882 Froriep, August, Kopftheil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beiträge zur Anatomie und Embryologie, als Festgabe Jacob Henle dargebracht von seinen Schülern, 1882, p. 26—41. 1 Taf.

1883 Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1883, p. 177—234. 2 Taf.

1886 Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugethierembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1886, p. 69—150. 3 Taf.

1905 Fuchs, Hugo, Bemerkungen über die Herkunft und Entwickelung der Gehörknöchelchen bei Kaninchenembryonen (nebst Bemerkungen über die Entwickelung des Knorpelskeletes der beiden ersten Visceralbogen). Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Suppl. 1905, p. 1—178. 4 Taf.

1906 Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugethiere, nebst einigen vergleichend-anatomischen Betrachtungen über Articulare, Quadratum und Gehörknöchelchen. 2. Mitteil. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Suppl. 1906, p. 1—90. 6 Taf.

1897 Fürbringer, Max, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur am 21. Aug. 1896, Bd. III, 1897, p. 349—788. 8 Taf.

1900 Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Theil. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XXXIV, 1900, p. 215—718. 5 Taf. u. 141 Figg. im Text.

1904 Derselbe, Zur Frage der Abstammung der Säugethiere. Teil I. Festschr. zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel, Jena 1904, p. 571—604.

1896 Gadow, Hans, On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXXXVII, for the year 1896, B, p. 1—57. 56 Figg.

1893 Gaupp, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe, Bd. II, 1893, p. 275—481. 4 Taf. u. 2 Textabbild.

1899 Gaupp, E., Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbelthieren. Ergebn. d. Anat. u. Entwgsch., Bd. VIII: 1898, Wiesbaden 1899, p. 989—1149. 30 Figg.

1900 Derselbe, Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständniss des Amniotenschädels. Anat. Hefte, Bd. XIV, Heft 3, 1900, p. 433—595. 6 Taf.

1901 Derselbe, Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbelthierschädel. Ergebn. d. Anat. u. Entwgsch., Bd. X: 1900, Wiesbaden 1901, p. 847—1001. 5 Abbild.

1902 Derselbe, Ueber die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbelthierschädel. Anat. Hefte, Bd. XIX (Heft 61), 1902, p. 155—230. 15 Abbild. im Text.

1903 a Derselbe, Zur Entwickelung der Schädelknochen bei den Teleostiern. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 17. Versamml. in Heidelberg, 1903, p. 113—123. 2 Abbild.

1903 b Derselbe, Zum Verständniss des Säuger- und Menschenschädels. Correspondenzbl. d. Deutsch. Anthropolog. Gesellsch., 1903, No. 12, p. 170—172.

1905 a Derselbe, Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugethierschädel. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905, p. 273—310. 9 Abbild.

1905 b Derselbe, Die Entwickelung des Kopfskeletes. Hertwig's Handb. d. vergl. u. exper. Entwgsch. d. Wirbelthiere, Bd. III, Abth. 2, 1905.

1905 c Derselbe, Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 19. Versamml. (I. internationaler Anatomen-Congress) in Genf, 1905 (Ergänzungsheft zu Bd. XXVII des Anat. Anz., 1905), p. 125—140. 7 Abbild.

1905 d Derselbe, Das Hyobranchialskelet der Wirbelthiere. Ergebn. d. Anat. u. Entwgsch., Bd. XIV: 1904, Wiesbaden 1905, p. 808—1048. 46 Abbild.

1906 Derselbe, Ueber allgemeine und specielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelet der Wirbelthiere. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 20. Versamml. in Rostock, 1906, p. 21—68. 16 Abbild.

1907 a Derselbe, Ueber Entwickelung und Bau der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke von *Echidna aculeata*, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Kopfgelenke der Amnioten. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), 2. Theil, 1907, p. 481—538. 1 Taf., 20 Figg. im Text.

1907 b Derselbe, Hauptergebnisse der an dem Semon'schen *Echidna*-Material vorgenommenen Untersuchung der Schädelentwickelung. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 21. Versamml. in Würzburg, 1907, p. 129—141.

1907 c Derselbe, Demonstration von Präparaten, betreffend Knorpelbildung in Deckknochen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 21. Versamml. in Würzburg, 1907, p. 251—252.

1862 Gegenbaur, Carl, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere bei Amphibien und Reptilien. Mit 4 Kupfertaf. Leipzig 1862.

1898 Derselbe, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.

1901 Göppert, Ernst, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), p. 533—634. 4 Taf. u. 53 Figg. im Text.

1887 Gradenigo, G., Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitteil. a. d. Embryol. Institute d. k. k. Universität Wien, 1887. (Der ganzen Reihe 9. Heft, der zweiten Folge 2. Heft.)

1902 Hammar, J. Aug., Studien über die Entwickelung des Vorderdarms und einiger angrenzenden Organe. I. Abtheilung: Allgemeine Morphologie der Schlundspalten beim Menschen. Entwickelung des Mittelohrraumes und des äusseren Gehörganges. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwgsch., Bd. LIX, 1902, p. 471—628. 4 Taf.

1894 Henneberg, Bruno, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Unterkiefers beim Menschen. Inaug.-Diss. med. Fac. Berlin, 1894.

1874 Hertwig, Oscar, Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Eine vergleichend-anatomische, entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XI, Suppl.-Heft, 1874, 208 pp. 5 Taf.

1896 Hochstetter, F., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. Semon's Zool. Forschungsreisen, Bd. II (Jen. Denkschr., Bd. V), 1896, p. 189—243. 4 Taf. u. 3 Textfigg. (Jahreszahl des Bandes: 1894—1897.)

1853 Hyrtl, Joseph, Beiträge zur vergleichenden Angiologie. IV. Das arterielle Gefässsystem der Monotremen. Denkschr. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch., Math.-naturw. Klasse, Bd. V, Wien 1853, p. 1—20. 3 Taf.

1904 Kampen, P. N. van, De tympanaalstreek van den zoogdierschedel. Academisch Proefschrift ter verkrijging van den graad van Doctor in de plant- en dierkunde aan de Universiteit van Amsterdam. Amsterdam 1904.

1905 Derselbe, Die Tympanalgegend des Säugethierschädels. Morphol. Jahrb., Bd. XXXIV, Heft 3 u. 4, 1905, p. 321—722. 96 Figg. im Text.

1904 Kjellberg, Knut, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kiefergelenkes. Morphol. Jahrb., Bd. XXXII, 1904, p. 159—184. 8 Figg.

1879 Kölliker, Albert, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

1900 Levi, Giuseppe, Beitrag zum Studium der Entwickelung des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwgsch., Bd. LV, 1900, p. 341—414. 1 Taf.

1905 Low, Alex., The development of the lower jaw in man. Proceedings of the Anatomical Society of Great Britain and Ireland, May 1905, p. XXVI—XXIX. 2 Figg. im Text.

1906 Lubosch, Wilhelm, Ueber das Kiefergelenk der Monotremen. (Zweite Folge einer Reihe von Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Gelenke.) Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XLI, 1906, p. 549—606. 4 Taf. u. 5 Figg. im Text.

1904 Martin, Paul, Lehrbuch der Anatomie der Hausthiere, Bd. II. Stuttgart 1904.

1899 Maurer, F., Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei *Echidna* und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbelthieren. Semon's Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), 1899, p. 403—444. 3 Taf. u. 4 Figg. im Text.

1905 Noordenbos, W., Ueber die Entwickelung des Chondrocraniums der Säugethiere. Petrus Camper, Deel III, Afl. 3 en 4, 1905, p. 367—430. 3 Taf.

1874 Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the pig (Sus scrofa). Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXIV, for the year 1874, London 1874, p. 289—336. 10 Taf.

1883 Derselbe, On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transactions of the Zoological Society of London, Vol. XI, Pt. 9, 1883, p. 263—310. 10 Taf. (Jahreszahl von Vol. XI: 1885.)

1885 Derselbe, On the structure and development of the skull in the Mammalia. Pt. II. Edentata. Pt. III. Insectivora. Philosoph. Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXXVI, for the year 1885, London 1886, p. 1—119. 15 Taf., p. 121—275, 24 Taf.

1894 Parker, W. N., On some points in the structure of the skull of the young of *Echidna aculeata*. Proceedings of the Zoological Society of London, 1894, p. 3—14. 3 Taf.

1899 Parsons, F. G., The joints of mammals compared with those of man (Pt. I). The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXIV, N. S. Vol. XIV, Pt. I, 1898, p. 41—68. 14 Figg. (Jahreszahl des Bandes: 1900.)

1900 Paulli, Simon, Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. I. Ueber den Bau des Siebbeins. Ueber die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Monotremen und den Marsupialiern. Morphol. Jahrb., Bd. XXVIII, 1900, p. 147—178. 1 Taf. u. 16 Figg. im Text.

1898 Peter, Karl, Die Entwickelung und functionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphol. Jahrb., Bd. XXV, Heft 4, 1898, p. 555—628. 3 Taf. u. 1 Fig. im Text.

1897 Platt, Julia B., The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morphol. Jahrb., Bd. XXV, Heft 3, 1897, p. 377—464. 3 Taf.

1903 Rabl, Carl, Ueber einige Probleme der Morphologie. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 17. Versamml. in Heidelberg, 1903, p. 154—190. 2 Taf. u. 23 Abbild. im Text.

1888 Schaffer, Josef, Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXXII, 1888, p. 266—377. 4 Taf.

1900 Schauinsland, H., Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der *Hatteria*. Skeletsystem, schallleitender Apparat, Hirnnerven etc. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwgsch., Bd. LVI, 1900, p. 747—867. 3 Taf.

1905 Derselbe, Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. O. Hertwig's Handb. der vergl. u. exper. Entwickelungsl. d. Wirbelthiere, Bd. III, Theil 2, Kap. VI, 1905. (Jahreszahl des Bandes: 1906.)

1903 Schleip, Waldemar, Die Entwickelung der Kopfknochen bei dem Lachs und der Forelle. Anat. Hefte, Bd. XXIII, 1904, p. 331—427. 21 Figg. im Text. (Inaug.-Diss. med. Fac. Freiburg i. Br., 1903.)

1906 Schulman, Hj., Vergleichende Untersuchungen über die Trigeminus-Musculatur der Monotremen, sowie die dabei in Betracht kommenden Nerven und Knochen. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), 2. Theil, 1906, p. 297—400. 10 Taf. u. 11 farb. Figg. im Text.

1894 Semon, Richard, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien u. dem Malay. Archipel, Bd. II (Denkschr. d. Med.-naturwissenschaftl. Gesellsch. zu Jena, Bd. V), 1894—1897, p. 59—74. 4 Taf. u. 10 Abbild. im Text.

1899 Sewertzoff, A. N., Die Entwickelung des Selachierschädels. Ein Beitrag zur Theorie der correlativen Entwickelung. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer, Jena 1899, p. 281—320. 3 Taf u. 4 Textfigg.

1896 Seydel, O., Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Festschr. z. 70. Geburtage v. Carl Gegenbaur am 21. Aug. 1896, Bd. II, Leipzig 1896, p. 385—486. 38 Figg. im Text.

1899 Derselbe, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von *Echidna* nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbelthiere. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), 3. Lief. 1899, p. 445—532. 2 Taf. u. 31 Figg. im Text.

1846 Spöndli, Heinrich, Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Inaug.-Diss. med. Fac. Zürich, 1846.

1896 SPURGAT, FRIEDRICH, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Thiere. Morph. Arbeiten, herausg. v. G. SCHWALBE, Bd. V, Heft 3, 1896, p. 555—612. 2 Taf. 4 Textfigg.

1875 STIEDA, LUDWIG, Studien über die Entwickelung der Knochen und des Knochengewebes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XI, 1875, p. 235—265. 1 Taf.

1899 SUSCHKIN, P., Zur Morphologie des Vogelskelets. I. Schädel von *Tinnunculus*. Nouv. Mém. Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou, T. XVI, 1899.

1885 SUTTON, J. BLAND, On the development and morphology of the human sphenoid bone. Proceedings of the Zoological Society, 1885, p. 577—587. 1 Taf. u. 4 Figg.

1891 SYMINGTON, JOHNSON, On the nose, the organ of JACOBSON, and the dumb-bell-shaped bone in the *Ornithorhynchus*. Proceedings of the Zoological Society of London, 1891, p. 575—584. 2 Taf.

1899 Derselbe, The cartilages of the Monotreme larynx. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXIV (N. S. Vol. XIV), Pt. I, 1899, p. 90—100. 3 Taf. (Jahreszahl von Bd. XXXIV: 1900.)

1899 TANDLER, JULIUS, Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. LXVII, 1899, p. 677—784. 8 Taf. u. 17 Figg. im Text.

1901 Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Anat. Hefte, Bd. XVIII, 1901, p. 328—368. 2 Taf.

1885 THOMAS, OLDFIELD, Notes on the characters of the different races of *Echidna*. Proceedings of the Zoological Society of London, 1885, Pt. I, p. 329—339. 2 Taf.

1905 TOLDT, C., Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei den Säugethieren und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben. II. Theil. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. CXIV, Abth. III, 1905, p. 315—476. 3 Taf. u. 18 Textfigg.

1907 VEIT, OTTO, Ueber einige Besonderheiten am Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*. Anat. Hefte, Bd. XXXIII (Heft 99), 1907, p. 155—203. 12 Abbild. im Text.

1873 VROLIK, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederländ. Arch. f. Zool., Bd. I, 1873.

1858 WAGNER, JOANNES, De partibus, mammalium os temporum constituentibus. Dissertatio inauguralis ord. medic., Dorpat 1858.

1876 WALZBERG, THEODOR, Ueber den Bau der Thränenwege der Haussäugethiere und des Menschen. Von der med. Fac. der Univers. Rostock am 28. Febr. 1875 gekrönte Preisschrift. Rostock 1876.

1904 WEBER, MAX, Die Säugethiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Mit 567 Abbild. Jena 1904.

1901 WEISS, ARMIN, Die Entwickelung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. LXIX, Heft 4, 1901, p. 492—532. 2 Taf. u. 2 Figg. im Text.

1889 WESTLING, CHARLOTTE, Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. XV, Afd. IV, No. 3, Stockholm 1889. (Meddelanden från Stockholms Högskola, No. 88.)

1894 WILSON, J. T., Observations upon the anatomy and relations of the „dumb-bell-shaped" bone in *Ornithorhynchus*, with a new theory of its homology; and upon a hitherto undescribed character of the nasal septum in the genera *Ornithorhynchus* and *Echidna*. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, Vol. IX (2. Ser.), 1894, p. 129—150. 2 Taf.

1901 (1902) Derselbe, On the skeleton of the snout of the mammary foetus of Monotremes. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 1901, Pt. IV, p. 717—737. 6 Taf.

1906 Derselbe, On the fate of the „Taenia clino-orbitalis" (GAUPP) in *Echidna* and in *Ornithorhynchus* respectively; with demonstration of specimens and stereo-photographs. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XL (3. Ser. Vol. I), Jan. 1906, p. 85—90. 3 Figg.

1896 WIŃCZA, H., Ueber einige Entwickelungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugethieren. Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, 1896, p. 326—337.

1897 ZIEHEN, TH., Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbelthiergehirns. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien u. dem Malayischen Archipel, Bd. III (Denkschr. d. Medic.-naturwiss. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI), Lief. 1, 1897, p. 1—187. Mit 96 Abbild. im Text.

1905 Derselbe, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. III. Theil. Zur Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems von *Echidna hystrix*. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. III, 2. Theil (Jen. Denkschr., Bd. VI, 2. Theil), 1905, p. 229—296. 12 Taf. u. 12 Figg. im Text.

1887 ZUCKERKANDL, E., Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Eine vergleichend-anatomische Studie. Stuttgart 1887.

1902 Derselbe, Ueber die Nasenmuschel der Monotremen. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902, p. 386—391. 4 Abbild.

Inhaltsverzeichniss.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3146

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER II.

MIT 9 TAFELN UND 79 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3146

7114

Des ganzen Werkes Lieferung 32.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER.

II. 2. THEIL.

Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. II. Teil. Mikroskopische Anatomie. Zweiter Abschnitt. Der Faserverlauf im Gehirn von Echidna und Ornithorhynchus nebst vergleichenden Angaben über den Faserverlauf des Gehirns von Perameles und Macropus.

MIT 48 FIGUREN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier.

Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns.

Von

Prof. Dr. Th. Ziehen
in Berlin.

II. Teil. Mikroskopische Anatomie.

Zweiter Abschnitt. Der Faserverlauf im Gehirn von Echidna und Ornithorhynchus nebst vergleichenden Angaben über den Faserverlauf des Gehirns von Perameles und Macropus.

Mit 48 Figuren im Text.

Einleitung.

Zum Studium des Faserverlaufes im Gehirn von *Echidna* standen mir 4 fast lückenlose[1], nach PAL oder WEIGERT gefärbte Frontalserien zur Verfügung, ferner je eine Horizontal- und Sagittalserie, ausserdem eine grössere Zahl von Einzelschnitten. Eine weitere Frontalserie stammt von einem jugendlichen Thier, bei welchem die Markscheidenentwickelung noch nicht zum Abschluss gelangt ist. Diese Serien bezeichne ich als a, b, c, d, hor., sag. und juv. Viele einzelne Schnitte bezw. Bruchstücke von Serien sind auch mit Nigrosin oder Urankarmin gefärbt. Endlich habe ich eine frontale NISSL-Serie durch den Hirnstamm und eine zweite durch den Frontaltheil des ganzen Gehirns sowie eine Sagittalserie durch eine Hemisphäre angefertigt.

Für *Ornithorhynchus* standen mir 3 nicht ganz vollständige Hauptserien zur Verfügung. Von diesen waren 2 nach PAL, eine nach WEIGERT gefärbt. Nähere Angaben folgen unten.

Von Marsupialiern habe ich ausser *Pseudochirus*, dessen Faserverlauf in einem früheren Abschnitt von mir besprochen worden ist, namentlich *Macropus* und *Perameles* auf Serienschnitten untersucht. Auf andere Gattungen kann ich mangels vollständiger Serien nur gelegentlich Bezug nehmen. Uebrigens ist auch die *Perameles*-Serie nicht vollständig.

Die Schnitte sind, soweit nicht ausdrücklich anders angegeben ist, in derselben Weise wie diejenigen der *Pseudochirus*-Serie hergestellt. Auch die Zählung der Schnitte ist in derselben Weise durchgeführt (vergl. Theil II., Abschn. 1, p. 679).

Zum Vergleich wurden namentlich Serien von *Pseudopus*, *Lacerta*, Igel, Ratte, Kaninchen, *Vespertilio* u. a. herangezogen.

Die **Literatur** beschränkt sich auf folgende Arbeiten:

v. KÖLLIKER, A., Sulla presenza di un gran numero di fibre nervose à mieline nello strato moleculare del cervelletto dei Monotremi e di un Marsupiale, Milano 1900. (Festschr. f. LUCIANI.)

Derselbe, Sur l'entrecroisement des pyramides chez les marsupiaux et les monotrèmes. Vol. jub. de la Soc. de Biol.

Derselbe, Die Medulla oblongata und die Vierhügelgegend von *Ornithorhynchus* und *Echidna*, Leipzig 1901.

POPPER, E., Ein Marsupialier-Rückenmark. Arb. a. d. Neurol. Inst. a. d. Wiener Univers., Bd. XI, 1904, p. 94—127.

SMITH, G. E., The comparative anatomy of the cerebrum of *Notoryctes typhlops*. Transact. of the Roy. Soc. of South Austr., 1895, p. 167—193.

Derselbe, The fascia dentata. Anat. Anz., Bd. XII, 1896, No. 4/5, p. 119—126.

Derselbe, A preliminary communication upon the cerebral commissures of the mammalia, with special reference to the monotremata and marsupialia. Proceed. Linn. Soc. New South Wales, Vol. IX, Ser. 2, 31. Okt. 1894.

1) In der Regel wurde jedoch nur jeder 2. Schnitt, zuweilen nur jeder 3. Schnitt aufgehoben.

SMITH, G. E., The morphology of the Indusium and Striae Lancisii. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897, No. 1/2, p. 23—27.

Derselbe, The cerebral commissures in the marsupialia and monotremata. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXVII, p. 69—84.

Derselbe, The structure of the cerebral hemisphere of *Ornithorhynchus*. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXX, p. 465—487.

Derselbe, The „fornix superior". Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXXI, p. 80—94.

Derselbe[1]), The relation of the fornix to the margin of the cerebral cortex. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXXII, p. 23—58.

ZIEHEN, TH.[2]), Der Aufbau des Cervicalmarks und der Oblongata bei Marsupialiern und Monotremen. Anat. Anz., Bd XIII, 1897, No. 6, p. 171—174.

Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie der Pyramidenbahn. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899, No. 17/18, p. 446—452.

Derselbe, Die Brücke von *Ornithorhynchus*. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie, Bd. VI, 1899, p. 360—367.

Derselbe, Ueber die Furchen und Lappen des Kleinhirns bei *Echidna*. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie, Bd. X, 1901, p. 143—149.

ZUCKERKANDL, E., Zur Phylogenese des Balkens. Centralbl. f. Physiol., 3. Jan. 1903.

Derselbe, Beitrag zur Anatomie der Riechstrahlung von *Dasypus villosus*. Arb. aus dem Neurol. Instit. an der Wien. Univers., 1902, Heft 9.

Derselbe, Die Riechstrahlung. Arb. aus dem Neurol. Inst. an der Wien. Univ., Bd. XI, 1904.

Ausserdem werde ich gelegentlich auf die früher citirten Arbeiten von HILL, SYMINGTON u. A. Bezug nehmen und im Text einzelne Arbeiten erwähnen, in welchen nur nebenher das Centralnervensystem der Aplacentalier behandelt wird.

Die Anordnung ist im Folgenden so getroffen, dass ich zuerst den Faserverlauf des *Echidna*-Gehirns, dann denjenigen des *Ornithorhynchus*-Gehirns, dann denjenigen des *Macropus*-Gehirns und anderer Marsupialier-Gehirne besprechen. Mit der Besprechung des *Macropus*-Gehirns werde ich allgemeinere vergleichend-anatomische Erörterungen verbinden.

1) Ausserdem finden sich einige Angaben in Abhandlungen vorwiegend makroskopischen Inhaltes.
2) Die drei früheren Abschitte dieser Monographie sind hier nicht mitaufgeführt.

I. Faserverlauf im Gehirn von Echidna.

Ich bezeichne die mir zur Verfügung stehenden Hauptserien, wie oben erwähnt, als a, b, c, d., hor., sag. und juv. Von dem Rückenmark standen mir nur die obersten Cervicalsegmente zur Verfügung.

Die obersten Cervicalsegmente.

Das oberste Cervicalsegment ist auf **Fig. 1** dargestellt[1]). Der Transversaldurchmesser beträgt 5800 μ, der Ventrodorsaldurchmesser 4700 μ. Die Fissura mediana anterior ist 500—600 μ tief. Der Sulcus medianus posterior fehlt auf vielen Schnitten ganz. Die GOLL'schen Stränge springen an der Peripherie deutlich vor. Sie nehmen fast drei Fünftel der ganzen Hinterstrangsperipherie ein. Lateralwärts sind sie durch einen seichten Sulcus intermedius posterior (*Sip*) abgegrenzt. Im Bereich des Apex des Hinterhorns erscheint der Umriss leicht eingezogen.

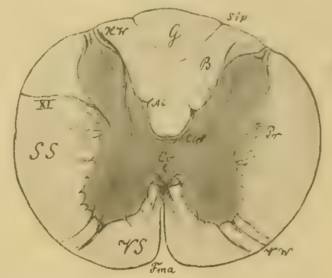


Fig. 1. Querschnitt durch das obere Cervicalmark von *Echidna hystrix*. PAL-Präparat. Vergr. $12^1/_2$: 1. *Ai* Angulus internus des Hinterhorns. *B* BURDACH'scher Strang. *Cc* Canalis centralis. *Cip* Commissura intracentralis post. *Fma* Fissura mediana anterior. *G* GOLL'scher Strang. *HW* Hinterwurzel. *Pr* Processus reticularis. *SS* Seitenstrang. *VS* Vorderstrang. *VW* Vorderwurzel. *Sip* Sulcus intermed. post. *XI* Accessorius.

Die Vertheilung der grauen und weissen Substanz bietet einige Besonderheiten. Vor allem fällt auf, dass der Seitenstrangswinkel nur sehr wenig einspringt. Dementsprechend ist auch der Zwischentheil der grauen Substanz relativ breit. Der Centraltheil der grauen Substanz misst im Ventrodorsaldurchmesser 360 μ (ausschliesslich der sofort zu erwähnenden Fortsätze). Gegen die Fissura mediana anterior entsendet er einen zugespitzten zapfenförmigen Fortsatz, welcher bis zum Grund der Fissur reicht. Durch schmale Querbrücken grauer Substanz steht dieser mit dem benachbarten Vorderhorn in Verbindung. Eine dieser Brücken ist auf vielen Schnitten etwas breiter, so dass durch sie die dorsale Kuppe des Vorderstrangs inselartig abgeschnürt wird. Es ist dies bekanntlich ein Bild, welches mit dem Absteigen in der Vertebratenreihe sich immer deutlicher ausprägt. Der Centralkanal liegt im ventralsten Abschnitt des Centraltheils der grauen Substanz. Er scheint geradezu in die Basis des zapfenförmigen Fortsatzes eingelagert. Die Fasern der Commissura anterior kreuzen sich in dem zapfenförmigen Fortsatz; sie scheinen gewissermaassen von der grauen Substanz des letzteren begleitet zu werden. Manche Fasern verlaufen auch in der obersten der erwähnten Querbrücken, namentlich in der zuletzt erwähnten breiteren Querbrücke. Jedenfalls liegt also bei *Echidna* die Commissura anterior innerhalb grauer Substanz und insofern intracentral, während bei den höheren Mammaliern die Commissura anterior extracentral verläuft und nur ein ganz schmales Faserbündelchen, welches mit der Commissura anterior nichts zu thun hat, intracentral liegt (die Commissura intracentralis anterior). Uebrigens finden sich unmittelbar ventral

1) Eine weitere Abbildung habe ich in meiner Anatomie des Rückenmarks, p. 42, Fig. 21, gegeben, doch ist diese aus einem etwas tieferen Niveau.

vom Centralkanal einige Fasern, welche dem letztgenannten Bündelchen entsprechen. Dorsalwärts ist der Centraltheil der grauen Substanz in der Medianlinie nur zu einer kurzen Spitze ausgezogen. Die Commissura intracentralis posterior findet sich in ihrer gewöhnlichen Lage.

Die Hinterhörner sind auffällig stark entwickelt. Namentlich ist ihre Breite im Vergleich zu *Pseudochirus* (Theil II, Abschn. 1, p. 680, Fig. 1) sehr bemerkenswerth. Der Angulus externus des medialen Hinterhornrandes [1]) ist fast ganz verstrichen, der Angulus internus sehr scharf ausgeprägt. Zahlreiche Fasern strahlen in letzteren aus dem Hinterstrangsgebiet ein. Der Verlauf der Hinterwurzelfasern bietet keine Besonderheiten. Der Apex ist sehr gut entwickelt. In seinem Bereich kann die Lissauer'sche Zone ziemlich scharf abgegrenzt werden (s. unten). Die Substantia Rolandi des Hinterhorns ist nicht so scharf von dem Hinterhornkopf [2]) (Hinterhornkern Waldeyer's) abgegrenzt wie bei den meisten Placentaliern. Die Zonalschicht ist relativ breit, aber nicht so geschlossen wie bei den Placentaliern, und unter der Zonalschicht finden sich auf vielen Schnitten zahlreiche, relativ grosse, bläschenförmige Ganglienzellen, zum Theil in mehrfacher Schicht. Auf dies merkwürdige Vorkommniss werde ich später zurückkommen.

Die Vorderhörner haben kolbige Form. Die Vorderwurzeln treten in leichtem Bogen in ventrolateraler Richtung aus. Die Ganglienzellengruppen des Vorderhorns variiren von Schnitt zu Schnitt nicht unerheblich. Durchmustert man zahlreiche Schnitte, so gelangt man dazu, zwei Hauptgruppen, eine ventrolaterale und eine dorsale, zu unterscheiden. Die letztere liegt in der Regel etwa in der Mitte zwischen dem lateralen und dem medialen Vorderhornrand, oft dem letzteren etwas näher als dem ersteren, und stellt einen ziemlich scharf abgegrenzten dichten Zellhaufen dar. Ich kann nicht entscheiden, ob diese dorsale Gruppe Vorderwurzelzellen oder Commissurzellen enthält. Die Grösse der Vorderhornzellen, sowohl der zerstreuten wie derjenigen der beiden Hauptgruppen, schwankt sehr. Jedenfalls findet man zahlreiche Zellen, deren grösster Durchmesser (ausschliesslich der Fortsätze) 40—50 μ beträgt; der Durchmesser des Kerns misst in solchen Zellen 12—15 μ, derjenige des Kernkörperchens bis zu 10 μ. In den meisten Zellen findet sich eine ansehnliche Menge Pigment.

Auf den meisten Schnitten erkennt man sofort die austretenden Accessoriusfasern. Sie treten in diesem Niveau nach dem bekannten bogenförmigen Verlauf etwa auf der Grenze des dorsalen und mittleren Drittels der Seitenstrangperipherie aus. Der Processus posterolateralis [3]) des Vorderhorns, welchen ich bei den Carnivoren als Hauptursprungsort der spinalen Accessoriusfasern betrachte, ist nur auf einzelnen Schnitten eben andeutungsweise zu erkennen. Ich muss daher offen lassen, wo bei *Echidna* die Ursprungszellen des Accessorius liegen.

Der Vorderstrang enthält vorzugsweise grobe Fasern (10—14 μ), nur in seiner dorsalen Kuppe, speciell auch in dem oben erwähnten, durch eine breitere graue Querbrücke abgetrennten Gebiet, finden sich neben groben Fasern auffällig viel feine Fasern. In der vorderen Markbrücke finden sich noch etwa ebenso viel grobe Fasern wie in den ventralen Theilen des Vorderstrangs.

Im Seitenstrang ist die Faservertheilung bezüglich des Kalibers ungemein charakteristisch. Je weiter man im Seitenstrangareal dorsalwärts fortschreitet, um so spärlicher werden die groben Fasern. Im dorsalsten Abschnitt des Seitenstrangs, dorsal vom Accessoriusaustritt, findet man ein Gebiet, welches fast ausschliesslich nur sehr feine Fasern enthält. Ausserdem besteht ein fast ebenso scharfer Gegensatz zwischen den inneren (centralen) und den äusseren (peripherischen) Abschnitten des Seitenstrangs, insofern die ersteren erheblich mehr feine Fasern enthalten (etwa in demselben Procentsatz wie die dorsale Kuppe

1) Vergl. zur Nomenclatur Anat. Anz., 1899, p. 447.
2) Vergl. zur Nomenclatur meine Rückenmarksanatomie, p. 29.
3) Vergl. Handbuch, p. 35 u. 127.

des Vorderstrangs). Die Deutung dieser Faservertheilung ist sehr unsicher. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass das dorsalste Areal des Seitenstrangs Pyramidenbahnfasern enthält (s. unten). Die LISSAUER'sche Zone enthält etwa ebenso feine Fasern wie der dorsale Theil des Seitenstrangs.

Im Hinterstrang herrschen feine Fasern vor, doch ist das Fasercaliber immerhin nicht so fein wie im dorsalsten Theil des Seitenstrangs. Innerhalb des Hinterstrangs auf Grund des Fasercalibers einzelne Areale zu unterscheiden, gelingt nicht. Man kann nur sagen, dass im Bereich eines Dreiecks, dessen Basis der zwischen dem Sulcus intermedius posterior dexter und sinister gelegene Abschnitt der Hinterstrangsperipherie bildet und dessen Spitze in der Medianebene etwa halbwegs zwischen Peripherie und grauer Substanz liegt, die Fasern etwas feiner sind und wohl auch dichter liegen. Scharf ist die Abgrenzung dieses Dreiecks, welches wohl den beiden GOLLschen Strängen entspricht, nicht. Die ventrale Kuppe des Hinterstrangs zeigt hinsichtlich der Faserzusammensetzung keine Besonderheiten.

Die Gliasepten bieten im Vorderstrang und Seitenstrang keine Besonderheiten [1]). Der Apex besteht aus einem bald engeren, bald weiteren Geflecht von Gliasepten, in welches die LISSAUER'sche Zone zum Theil eingelagert ist. Auf manchem Schnitt durchbricht ein starkes Hinterwurzelbündel den Apex in schräger Richtung, um in den Hinterstrang an die mediale Seite des Hinterhorns zu gelangen. Im Hinterstrang fällt auf, dass das Septum medianum posterius oft fast ganz fehlt [2]). Der Hinterstrang erscheint daher unpaarig angelegt. Dagegen entspringt ziemlich oft im Sulcus intermedius posterior ein Gliaseptum (Septum intermedium posterius), welches von der Peripherie schräg in ventromedialer Richtung in den Hinterstrang eindringt. Dies Septum erreicht die Medianlinie nicht, grenzt also ein mediodorsales Dreieck innerhalb des Hinterstrangs nur zum Theil ab. Es ist dies das Gebiet, in dem, wie oben erwähnt, die Fasern etwas feiner sind als in den ventralen und lateralen Theilen des Hinterstrangs und welches wahrscheinlich dem GOLL'schen Strang [3]) entspricht.

Gehirn nach Frontalserien.

Auf **Fig. 2** ist ein Querschnitt durch die Medulla oblongata abgebildet, welcher noch etwas unterhalb der Eröffnung des Centralkanals liegt. Er misst im Transversaldurchmesser 7,2 mm, im Dorsoventraldurchmesser 5,4 mm [4]).

Zum Vergleich eignet sich Fig. 15 A der KÖLLIKER'schen Abhandlung.

Bemerkenswerth ist vor allem die ganz veränderte Orientirung des Hinterhorns. Es ist, wie ich schon 1897 hervorgehoben, ganz lateralwärts abgebogen, so dass der frühere Medialrand nun transversal verläuft und der Medialrand des rechten Hinterhorns mit demjenigen des linken etwa einen gestreckten Winkel bildet. Die Substantia Rolandi des Hinterhorns hebt sich jetzt sehr scharf ab. Auf der Figur ist sie durch dunklere Schattirung markirt. Sie wird von einem Wurzelfaden des Accessorius durchsetzt und ausserdem von feineren Bündeln, welche den Radiärbündeln der Substantia Rolandi des Rückenmarks [5]) entsprechen dürften. Der Processus cuneatus ist erheblich gewachsen. Im GOLL'schen Abschnitt des Hinterstrangs ist der GOLL'sche Kern aufgetaucht. Er ist paarig angelegt. Ein unpaarer GOLL'scher Kern findet sich nicht.

---

1) Die Variabilität ist sehr gross. Dies gilt jedoch auch für die Placentalier. Ich habe mich durch vielfache Nachprüfungen überzeugt, dass auch bei dem Menschen die in meinem Handbuch angegebene Verlaufsweise der Gliasepten sicher nicht als typisch gelten kann.

2) Meine Angabe p. 684 des ersten Abschnitts des 2. Theils bezieht sich auf eine höhere Schnittebene.

3) Ohnehin wird man gut thun, diese Bezeichnung jetzt nur noch in topographischem Sinne zu verwenden und daher nur vom GOLL'schen und BURDACH'schen Hinterstrangsabschnitt zu sprechen.

4) Den Dorsoventraldurchmesser bestimme ich in der Weise, dass ich je eine Tangente zum Ventral- und zum Dorsalrand ziehe und den Abstand der beiden Tangenten messe.

5) Handbuch, p. 188.

Die beiden Hinterstränge sind durch einen tiefen Sulcus medianus posterior und ein gut ausgebildetes Septum medianum posterius getrennt. Der Sulcus intermedius posterior fehlt. Eine seichte Kerbe, in welcher ein Gliaseptum entspringt, ist als Sulcus cinereocuneatus aufzufassen, giebt also die mediale Grenze des Tuberculum cinereum (s. quinti) ab. Eine laterale, bezw. ventrale Grenzfurche des Tub. cinereum ist nur angedeutet.

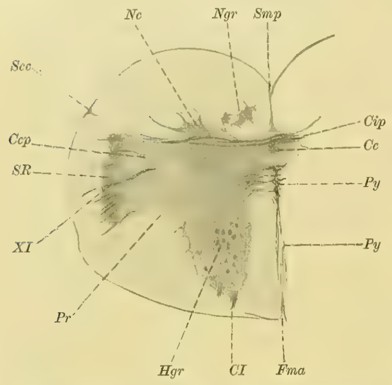


Fig. 2. Querschnitt durch den geschlossenen Theil der Medulla oblongata von *Echidna* (Serie a, I, 11). WEIGERT-Färbung. Vergr. 11 : 1. *CI* 1. vordere Cervicalwurzel. *Cc* Centralkanal. *Ccp* Kopf des Hinterhorns. *Cip* Commissura intracentralis posterior. *Fma* Fissura mediana anterior. *Hgr* Hauptgruppe der Vorderhornzellen. *Nc* Kern des BURDACH'schen Strangs. *Ngr* Kern des GOLL'schen Strangs. *Py* Pyramidenbahnfasern (vergl. Text). *Scc* Sulcus cinereocuneatus. *Smp* Sulcus medianus posterior. *SR* Substantia Rolandi (vergl. Text). *XI* Wurzelfasern des Accessorius.

Der Processus reticularis hat an Ausdehnung erheblich zugenommen. Das Vorderhorn bildet noch eine compacte Masse.

Der Mitteltheil der grauen Substanz ist im Dorsoventraldurchmesser ziemlich schmal (ca. 400 μ). Die Commissura intercentralis posterior ist sehr mächtig. Man kann ihre Fasern weithin im dorsalen Randgebiet des Hinterhorns lateralwärts verfolgen.

Das Vorderhorn hat sich im Vergleich zum oberen Cervicalmark etwas in die Länge gezogen und zugleich leicht ventralwärts zugespitzt. Auf dem abgebildeten Schnitt sieht man Fäden der 1. Cervicalwurzel austreten. Im Vorderhorn lassen sich einzelne Zellgruppen nicht mehr bestimmt unterscheiden.

Höchst merkwürdig ist das Verhalten der Kreuzungsbündel im Grunde der nunmehr sehr verschmälerten Fissura mediana anterior. Gegenüber Fig. 1 fällt auf, dass die Kreuzungsfasern den Vorderstrang zum Theil fast rein transversal durchsetzen, nach der Kreuzung aber ziemlich steil ventralwärts umbiegen. Es darf vermuthet werden, dass diese Kreuzungen der Pyramidenkreuzung der Placentalier entsprechen. Zwischen dem Grund der Fissura mediana anterior und dem Mitteltheil der grauen Substanz hat sich in der Medianlinie bereits eine echte Raphe gebildet. Die Herkunft der Kreuzungsfasern lässt sich leider nicht sicher bestimmen. Ich bin auch jetzt wieder zu dem früheren Ergebniss[1]) gelangt, dass die meisten dieser Fasern, wenn nicht alle, aus dem Seitenstrang, und zwar speciell der Formatio reticularis stammen. Bei KÖLLIKER finden sich über die Pyramidenkreuzung von *Echidna* keine näheren Angaben. Im Hinblick auf den Nachweis des Hinterstrangverlaufs vieler Pyramidenbahnfasern bei *Pseudochirus* habe ich auch bei *Echidna* wiederholt untersucht, ob etwa einzelne Kreuzungsfasern in den BURDACH'schen Strang zu verfolgen sind, indes ohne Erfolg.

Auf **Fig. 3** ist der Centralkanal nur noch von einer dünnen Lamelle bedeckt, welche als Obex zu bezeichnen ist[2]). Diese Lamelle besteht aus grauer Substanz, wird aber von ziemlich zahlreichen Commissurenfasern durchzogen, die man als die proximale Fortsetzung der Commissura intracentralis posterior betrachten kann.

Die graue Substanz zerfällt — abgesehen von dem Mitteltheil — jederseits in 4 Hauptmassen, den Vorderhornrest, das Hinterstrangskerngebiet, den Kern der spinalen Quintuswurzel und das Gebiet des Processus reticularis, welches sich mehr und mehr zur Formatio reticularis grisea umgestaltet.

1) Vergl. Anat. Anz., Bd. XIII, p. 172, und Bd. XVI, p. 450.
2) Vergl. Fig. 20a des ersten Theils dieser Monographie.

Der Vorderhornrest erstreckt sich, ziemlich spitz zulaufend, noch weit ventralwärts. Die erste vordere Cervicalwurzel ist noch eben sichtbar. Es finden sich noch ziemlich zahlreiche Vorderwurzelzellen, jedoch ohne Gruppenanordnung.

Das Hinterstrangskerngebiet lässt zwei Abschnitte erkennen. Der mediale Abschnitt besteht aus ziemlich compacter grauer Substanz und entspricht im Wesentlichen dem BURDACH'schen Kern. Der laterale Abschnitt stellt ein grobes Maschenwerk grauer Substanz dar. Es hat sich erst auf den letzten 10 Schnitten allmählich entwickelt. Es handelt sich offenbar um den sog. lateralen oder äusseren Keilstrangkern[1]), der am besten als MONAKOW'scher Kern bezeichnet wird. Der GOLL'sche Kern ist in diesen Ebenen bereits verschwunden, bezw. sein Rest mit dem medialen Abschnitt des BURDACH'schen Kerns verschmolzen, das Feld der spinalen Acusticuswurzel noch nicht erschienen. Innerhalb des MONAKOW'schen Kerns und zwischen ihm und dem angrenzenden Hinterstrangsrest findet ein lebhafter Faseraustausch statt, dessen Einzelheiten jedoch nicht festzustellen sind. Unmittelbar ventral von dem MONAKOW'schen Kern tritt ein breiter Faserzug aus, den ich als Vagoaccessorius-Wurzel auffasse.

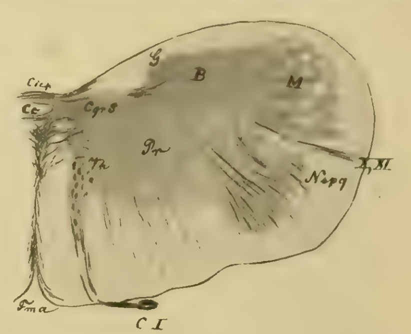


Fig. 3. Querschnitt durch den geschlossenen Theil der Medulla oblongata von *Echidna* unmittelbar unterhalb der Apertura canalis centralis (Serie *a*, *V*, *I*), halb schematisch. *B* Haupttheil des BURDACH'schen Kerns. *CI* erste vordere Cervicalwurzel. *Cc* Centralkanal. *CgrS* Centraltheil (Mitteltheil) der grauen Substanz. *Cicp* Commissura intracentralis posterior. *Fma* Fissura mediana anterior. *G* Rest des GOLL'schen Kerns, der mit dem BURDACH'schen Kern verschmolzen ist. *M* MONAKOW-scher Kern. *Nspq* Kern der spinalen Trigeminuswurzel. *Pr* Processus reticularis. *Vh* Rest des Vorderhorns. *X*, *XI* Vagoaccessoriuswurzel.

Hart ventral von der Vagoaccessorius-Wurzel liegt der Kern der spinalen Quintuswurzel. Man sieht einerseits zahlreiche Fasern aus der benachbarten weissen Substanz in den Kern eintreten und andererseits noch zahlreichere Fasern aus dem Kern dorsomedialwärts gegen die Formatio reticularis grisea ziehen. Es ist wahrscheinlich, dass erstere grösstentheils Fasern der spinalen Trigeminuswurzel selbst darstellen, welche im Kern endigen, während letztere eine centrale Bahnstrecke höherer Ordnung darstellen dürften.

Im Gebiet des Processus reticularis bezw. der sich aus ihm entwickelnden Formatio reticularis grisea sieht man ebenfalls zahlreiche Fasern aus der weissen Substanz zuziehen.

Das Kreuzungsbild in der Raphe ist im Wesentlichen noch dasselbe wie auf Fig. 2. Leider gestatteten die Präparate nicht, die Kreuzungsfasern weiter zu verfolgen. Jedenfalls gelangen einzelne in die ventralen Abschnitte des Vorderstrangs. Unmittelbar ventral vom Centralkanal findet man ausserdem fast rein transversal verlaufende Commissurenfasern, welche ganz der Commissura intracentralis anterior des Rückenmarks (nicht etwa der Commissura alba anterior) zu entsprechen scheinen.

Fig. 4 ist der Serie des jugendlichen Thieres entnommen, bei dem die Markscheidenbildung noch nicht zum Abschluss gelangt ist. Der Schnitt liegt im Bereich der stärksten Entwickelung der Hauptolive.

Am Boden des 4. Ventrikels hebt sich zunächst neben der Raphe der Hypoglossuskern ab. Er ist bei *Echidna* besonders stark entwickelt. Bemerkenswerth ist, dass neben der Hypoglossuswurzel, und zwar lateral von ihr, noch zahlreiche andere Faserbündel den Kern in ventraler oder ventrolateraler Richtung verlassen. Bei dem jugendlichen Thier sind sie noch grösstentheils nicht markhaltig, während die Wurzel-

1) Vergl. zur Nomenclatur p. 688 (156) des 1. Abschnittes des zweiten Theils dieser Monographie.

fasern des Hypoglossus schon grösstentheils mit Mark umkleidet sind. Viele gelangen in das Maschenwerk der Formatio reticularis grisea. Einzelne scheinen bis zum Gebiet der spinalen Quintuswurzel zu gelangen bezw. aus diesem hervorzugehen (Reflexcollateralen des Trigeminus zum Hypoglossuskern?), andere bleiben deutlich medial vom Quintusgebiet. Von der Existenz eines kleinzelligen Hypoglossuskerns im Sinne ROLLER's vermochte ich mich nicht zu überzeugen.

An den Hypoglossuskern schliesst sich lateral der dorsale Vaguskern an. Dieser zerfällt sehr scharf in 3 Theile. Da ich diese Gliederung für die primitive dieses Kerns im Säugethiergehirn halte, gebe ich eine etwas ausführlichere Beschreibung. Ich bezeichne die 3 Theile als den kleinzelligen Theil, den grosszelligen Theil und den Begleitkern des Tractus solitarius. Der kleinzellige Theil (*Nvd*[1]) liegt dem Ventrikelboden unmittelbar an, der grosszellige (*Nvd*[2]) ist einer Nische des kleinzelligen Theils ventral eingelagert. Der Begleitkern des Tractus solitarius (*Ntrs*) ist diesem letzteren in der bekannten Weise ein- und umgelagert. Er liegt ventrolateral von dem grosszelligen Theil. In spinaleren Ebenen sind beide unmittelbar benachbart; cerebralwärts rückt der Begleitkern des Tractus solitarius mehr und mehr ventrolateralwärts ab. Die Deutung des grosszelligen Theils ist nicht leicht. Es ist schon lange bekannt, dass der dorsale Vaguskern in verschiedene Zellgruppen zerfällt [DEES [1]), HOLM [2])]; speciell theilt ihn DEES bei dem Kaninchen in eine dorsolaterale und in eine ventromediale Abtheilung. Die letztere entspricht wohl der grosszelligen Abtheilung des dorsalen Vaguskerns der *Echidna* [3]). Ich werde bei der Besprechung des *Macropus*-Gehirns näher auf die Frage zurückkommen, ob und wie sich die einzelnen Kerngruppen in der ganzen Säugethierreihe wiederfinden lassen. Bei der grossen Aehnlichkeit der Hypoglossuskernzellen und der Zellen des grosszelligen Theils des dorsalen Vaguskerns möchte ich auch dem letzteren motorischen Charakter zuschreiben. Die Beziehung zu Wurzelfasern des Vagoaccessorius ist unzweifelhaft. Die Auffassung, dass etwa der grosszellige Theil als dorsalwärts verschobener Nucleus ambiguus oder der kleinzellige Theil als spinaler Zipfel des N. triangularis gedeutet werden müsse, erweist sich bei einer Durchsicht der Serie als unhaltbar. Ebenso erscheint mir auch die Identification des kleinzelligen Theils mit dem Nucleus intercalatus von STADERINI nicht zulässig.

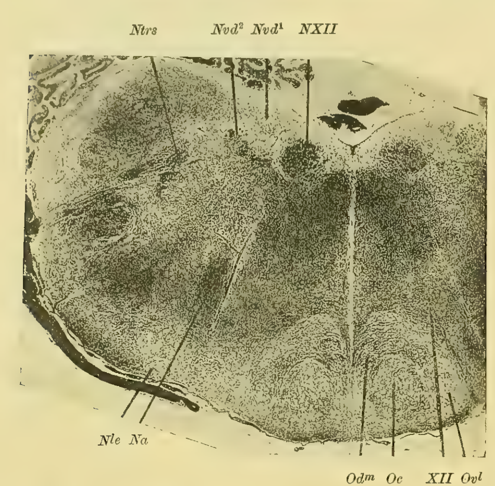


Fig. 4. Querschnitt durch die Med. obl. von *Echidna* (junges Thier). Färbung nach PAL. Die Markscheiden sind nur zum kleinen Theil schon entwickelt. *Na* Nucleus ambiguus. *Nle* Nucleus lateralis externus. *Ntrs* Nucl. tractus solit. *Nvd*[1], *Nvd*[2] kleinzelliger und grosszelliger Theil des dorsalen Vaguskerns. *NXII* Hypoglossuskern. *Oc* centraler Theil der Olive. *Odm* dorsomediale Gruppe, *Ovl* lateroventrale Gruppe des haubenförmigen Theils der Olive. *XII* Hypoglossuswurzel.

Ich knüpfe hier sofort die Frage nach dem N. ambiguus bei *Echidna* an. Wie bei vielen Säugern ist auch bei *Echidna* dieser Kern nicht ganz leicht zu identifiziren. Etwa senkrecht unter dem grosszelligen

---

1) O. DEES, Zur Anatomie und Physiologie des N. vagus. Arch. f. Psychiatrie, Bd. XX, 1889, p. 89 (namentlich p. 95 ff.). Leider sind auf den Abbildungen von DEES die beiden Abteilungen kaum zu erkennen.

2) H. HOLM, Den dorsale vaguskjernes anatomi og patologi, Kristiania og Kjøbenhavn 1892, p. 8 ff.

3) Auch KÖLLIKER (Die Medulla oblongata und die Vierhügelgegend von *Ornithorhynchus* und *Echidna*, 1901, p. 84) hat eine Gliederung des Kerns bemerkt. Er unterscheidet eine mediale und eine laterale Gruppe und betrachtet letztere als den sensiblen Endkern des Vagus und Glossopharyngus, erstere als den motorisch-sensiblen Kern des Vagus.

Theil des dorsalen Vaguskerns liegt mitten in der Formatio reticularis grisea ein netzförmig angeordneter Kern, dessen Zellen den Farbstoff sehr zähe festhalten. Für diesen Kern kommen drei Deutungen in Betracht: entweder handelt es sich um den Nucleus lateralis externus (meist schlechthin N. lateralis genannt) oder um den Nucleus ambiguus oder um den Nucleus lateralis internus. Die Unterscheidung dieser 3 Kerngruppen ist, wenn alle drei gut ausgebildet sind, äusserst einfach durch ihre Lage gegeben. Bei *Echidna* ist nur die in Rede stehende Zellgruppe gut ausgebildet. Indes lehrt sorgfältigere Untersuchung doch, dass ausserdem lateral von der Hypoglossuswurzel einzelne zerstreute grosse Ganglienzellen liegen, welche wohl nur als N. lateralis internus bezeichnet werden können. Endlich findet sich unmittelbar an der Peripherie, medial von der spinalen Trigeminuswurzel ein kleiner Zellhaufen. Es wird wohl kaum möglich sein, diesen anders als N. lateralis externus zu deuten und zwar speciell als seine dorsale (bei *Echidna* besser laterale) Portion [1]). Dann bleibt aber für die Hauptgruppe nur die Deutung als Nucleus ambiguus. Mit dieser Auffassung steht denn auch in Einklang, dass auf unserem Präparat einzelne Fasern in der bekannten Weise mediodorsalwärts aufsteigen und bogenförmig sich den Wurzelfasern des Vagoaccessorius anzuschliessen scheinen. Uebrigens scheint auch KÖLLIKER, wie aus seiner Fig. 16, welche allerdings einen erheblich weiter cerebralwärts gelegenen Schnitt darstellt, hervorgeht, dieser Ansicht zu sein.

Das Gebiet der Hinterstrangskerne zeigt nur noch den MONAKOW'schen Kern sehr deutlich. Schnitte des verlängerten Marks der erwachsenen *Echidna* aus derselben Gegend zeigen, dass die Formatio fasciculata der spinalen Acusticuswurzel sich hier bereits zwischen das Hinterstrangskerngebiet und das Gebiet des dorsalen Vaguskerns einschiebt.

Das Gebiet der spinalen Trigeminuswurzel zeigt jene enorme Entwickelung, welche für beide Monotremen so charakteristisch ist. Die Vaguswurzeln treten in diesem Niveau zwischen dem MONAKOW'schen Kern und der spinalen Trigeminuswurzel aus. Das Areal der spinalen Trigeminuswurzel zerfällt scheinbar in zwei Zonen, eine äussere und eine innere. Bei dem erwachsenen Thier erscheint die äussere Zone auf PAL-Präparaten sehr viel dunkler. Stärkere Vergrösserung ergiebt, dass die Nervenfasern in der äusseren Zone sehr viel dichter gedrängt stehen, und dass die Markscheiden der Fasern der äusseren Zone relativ, d. h. gegenüber den Achsencylindern, sehr breit sind [2]). Ob ausserdem noch ein Unterschied der Tinctionsfähigkeit selbst zu Gunsten der Markscheiden der Fasern der äusseren Zone besteht, will ich dahingestellt sein lassen. In der inneren Zone findet man stärkere Gliainseln und wohl auch vereinzelte Ganglienzellen. Beide Zonen sind etwa gleich breit. Bei dem jugendlichen Thier, welches mir zur Verfügung stand, ist das Tinctionsverhalten bei stärkerer Vergrösserung(!) scheinbar umgekehrt: die innere Zone erscheint erheblich dunkler. Dieser Widerspruch erklärt sich jedoch sofort daraus, dass bei dem jugendlichen Thier die Markentwickelung in der äusseren Zone noch ganz rückständig ist. Die unten folgende **Fig. 5** gibt das in der ganzen Säugethierreihe ganz einzig dastehende Verhalten so, wie es sich bei dem erwachsenen Thier darstellt, bei stärkerer Vergrösserung wieder.

---

1) Ueber die Theilung des Nucl. lat. ext. vergl. KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 1893, p. 209 und 238, sowie OBERSTEINER, Nervöse Centralorgane, 4. Aufl., 1901, p. 337. Die Angaben von KÖLLIKER über den N. lateralis von *Echidna* in seiner Monographie (p. 84) stehen mit seiner Fig. 16 nicht in Einklang. Vergl. auch BECHTEREW, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, Leipzig 1899, p. 114, Fig. 81, ferner RAMÓN Y CAJAL, Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados, Madrid 1899, T. II, p. 17 und 268 ff. Letzterer unterscheidet ausserdem noch einen Nucleus postpyramidalis (ganglio post-piramidal l. c. p. 17). Sehr correct ist auch die Darstellung von YAGITA, Mittheilungen der Medicinischen Gesellschaft zu Okayama, 1906, No. 201. Im Interesse der Verständigung bemerke ich noch, dass die dorsale Portion des N. lateralis externus mit dem Nucleus lateralis posterior, die ventrale Portion mit dem Nucleus lateralis anterior von ROLLER (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XIX, p. 369 und Taf. XIX, Fig. 5) identisch ist. Der Nucleus lateralis medius von ROLLER ist mit dem Nucleus ambiguus identisch. Der noyau accessoire de l'hypoglosse von DUVAL (Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1876) fällt wohl grösstentheils mit dem Nucleus lateralis internus zusammen.

2) Absolut genommen, sind die Fasern der äusseren Zone feiner.

Die Deutung dieser beiden Zonen ist nicht leicht. KÖLLIKER bezeichnet die äussere (dunklere) Zone als „Zonalbogen“ oder „Zonalbündel“ [1]) und betrachtet sie als eine spinocerebrale Bahn, welche mit dem Trigeminus nichts zu thun hat und vielleicht eine „sensible centripetale Bahn 2. Ordnung“ darstellt. Ich glaube mich auch an meinen Schnitten überzeugt zu haben, dass KÖLLIKER in dem wesentlichen Punkt Recht hat. Die Zonalbündel enthalten keine Trigeminusfasern, sondern stammen ausschliesslich oder fast ausschliesslich aus den Seitensträngen des Rückenmarks. Bei dem erwachsenen Thier verwischt sich, wie auch KÖLLIKER angiebt (l. c. p. 87), distalwärts der Unterschied der beiden Zonen mehr und mehr; bei dem jugendlichen Thier kann man hingegen in Folge der Differenz der Markreifung feststellen, dass die innere Zone sich bald erschöpft, während die äussere Zone ohne Fasereinbusse in das Rückenmark übergeht. Auf den proximalen Verlauf und etwaige Homologien bei anderen Säugern komme ich später zurück.

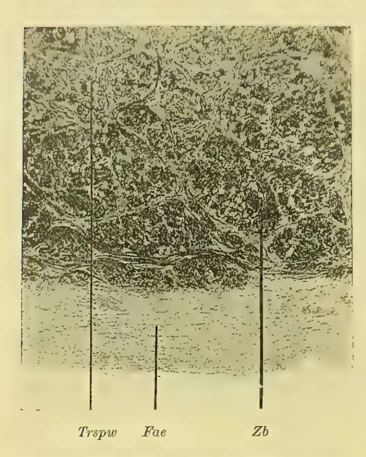


Fig. 5. Querschnitt der spinalen Trigeminuswurzel in der Höhe der grossen Olive von *Echidna* (erwachsenes Thier). PAL-Präparat. *Fae* Fibrae arcuatae externae. *Trspw* spinale Trigeminuswurzel. *Zb* Zonalbündel.

Auf vielen Schnitten war eine Sonderung des Kerns der spinalen Trigeminuswurzel in eine mediale und laterale Abtheilung angedeutet, wie sie KÖLLIKER (l. c. p. 39) für *Ornithorhynchus* beschreibt.

Aussen liegen den Zonalbündeln zahlreiche Fibrae arcuatae externae an. Ausserdem verlaufen ein oder mehrere Bogenfaserbündel ganz regelmässig durch das Areal der Zonalbündel.

Die Olive liegt ganz medial von der Hypoglossuswurzel, wie dies Fig. 4 zeigt. Die gegentheilige Angabe von KÖLLIKER ist mir nicht verständlich (l. c. p. 84). Das Maschenwerk grauer Substanz, welches man lateral von der Hypoglossuswurzel findet, zeigt, soweit es nicht zum Nucleus lateralis (s. oben) gehört, ganz den Bau der Formatio reticularis grisea und entbehrt der charakteristischen Ganglienzellen und des charakteristischen Gliagewebes der Olive vollständig. Ich nehme also keinen lateralen Lappen der Olive neben dem „Hauptlappen“ an. Dagegen ist eine andere Gliederung der Olive bei dem jugendlichen Thier auf allen Schnitten zu erkennen und auch bei dem erwachsenen Thier, sobald man einmal auf dieselbe aufmerksam geworden ist, unschwer wiederzuerkennen. Man kann nämlich einen nahezu kreisförmigen centralen Abschnitt und einen haubenähnlichen Abschnitt, welcher den ersteren lateral, dorsal und medial umgiebt, unterscheiden. Der centrale Abschnitt bildet eine fast compacte Masse, der haubenähnliche Abschnitt zerfällt in mehrere Gruppen; insbesondere hebt sich eine laterale ventrale und eine dorsale mediale Gruppe auf den meisten Schnitten sehr deutlich ab. Die dorsale mediale Gruppe liegt der Raphe unmittelbar an. Ventral schliesst sich an den centralen Abschnitt unmittelbar die Faserung der Pyramidenbahn an. Bei dem erwachsenen Thier erscheint sowohl der centrale wie der haubenförmige Abschnitt etwas mehr aufgelockert. Die Grösse der Olivenzellen schwankt zwischen 20 und 35 μ bei dem erwachsenen Thier. Vergl. **Fig. 6.**

Die Raphe zeigt im Niveau der Olive eine ansehnliche Verbreiterung. Sie wird von zahlreichen Bogenfasern in transversaler Richtung durchkreuzt. Ausserdem steigen in ihr zahlreiche Fibrae rectae senkrecht ventralwärts, wobei sie sich pinselähnlich allmählich etwas von einander entfernen und ausbreiten.

1) Die Medulla oblongata und die Vierhügelgegend von *Ornithorhynchus* und *Echidna*, 1901, p. 71 und namentlich auch p. 88 ff.

Sehr bemerkenswerth ist auch die dicke Lage der Fibrae arcuatae externae, welche sich bei dem erwachsenen Thier findet.

Die Anordnung der Längsbündel am ventralen Rand des Schnittes ist namentlich bei dem erwachsenen Thier sehr charakteristisch und kehrt auf den folgenden Schnitten stets wieder. Unmittelbar neben der Raphe findet sich eine Zone sehr feiner, ziemlich zerstreuter blasser Fasern, die vielleicht als Pyramidenbahn aufzufassen sind; daran schliesst sich lateralwärts ein Feld viel intensiver gefärbter, dicht stehender gröberer Fasern an, und hierauf folgt schliesslich — bis zum Nucleus lateralis externus reichend — ein Gebiet, welches in allen Beziehungen etwa die Mitte hält zwischen dem an erster und dem an zweiter Stelle genannten Feld. Auf Fig. 7 sind die 3 Felder, um nichts zu präjudiciren, mit *a*, *b* und *c* bezeichnet. Die reticulirte Formation der dorsalen Theile des Schnittes reicht nicht bis in das Feld *c* hinein. Auch die Fasern der Formatio reticularis unterscheiden sich von denjenigen des Feldes *c* sehr deutlich durch intensivere Färbung und gröberes Kaliber.

Fig. 6. Die untere Olive von *Echidna-hystrix* im Querschnitt bei stärkerer Vergrösserung (jugendliches Thier). Die beiden Hauptheile, der centrale und der haubenförmige, heben sich in der im Text beschriebenen Weise ab. *Oc* centraler, *Oh* haubenförmiger Theil der unteren Olive; letzterer setzt sich medial in die dorsomediale, lateral in die lateroventrale Zellgruppe fort. *Py* Pyramidenfasern (der Strich auf der Figur reicht etwas zu weit lateralwärts). *R* Raphe.

Der auf **Fig. 7** abgebildete Schnitt liegt bereits oberhalb des Niveaus der Olive, sonach auch etwas höher als der von Kölliker auf Fig. 16 in seiner Monographie abgebildete Schnitt.

Der Hypoglossuskern ist vom Ventrikelboden bereits völlig verschwunden. Ebenso ist der dorsale Vagus- bezw. Glossopharyngeuskern und der Kern des Solitärbündels bis auf sehr spärliche, in das Innere gedrängte Reste verschwunden. Das Solitärbündel ist noch durch einige Bündelchen vertreten. Die austretenden Vagus- bezw. Glossopharyngeusfasern bilden noch ein ziemlich starkes Bündel, welches durchaus dorsal vom Areal der spinalen Trigeminuswurzel verläuft.

Fast den ganzen Ventrikelboden nimmt der Nucleus triangularis des R. vestibularis n. acustici ein. Sein Bild entspricht durchaus dem Verhalten bei Placentaliern. Seine Zellen messen grösstentheils 18—28 μ im Durchmesser. Die dorsalen Elemente sind kleiner als die ventralen. Sehr bemerkenswerth scheint mir, dass mehrere Faserbündel aus dem ventralen Rand des Kerns austreten und fast senkrecht die Formatio reticularis durchsetzen. Bei stärkerer Vergrösserung lassen sich diese Fasern mit Sicherheit bis in das Innere des Kerns verfolgen. Es handelt sich sonach wohl unzweifelhaft um eine Vestibularisbahn 2. Ordnung. Wahrscheinlich sind die Fasern mit dem Bündel *s* identisch, welches Kölliker in seiner Gewebelehre (Fig. 487 und 488) abgebildet hat.

Lateral schliesst sich an den Nucleus triangularis das Feld der spinalen Acusticuswurzel, die sogenannte Formatio fasciculata, an. In das graue Maschenwerk der letzteren sind Zellen eingelagert, welche an Grösse diejenigen des Nucleus triangularis zum Theil noch übertreffen. Aus der Formatio fasciculata ergiessen sich in der bekannten Weise innere Bogenfasern ventrolateralwärts. Sie durchbrechen zum Theil die Spitze des Nucleus triangularis, scheinen aber ausserdem von letzterem noch Zuzug zu erhalten.

An die Formatio fasciculata grenzt unmittelbar das Areal des Corpus restiforme. Man sieht die Cochlearfasern, welche — wie wohl bei allen Säugern — schon in distaleren Ebenen eintreten als die Vestibularfasern, das Areal des Corpus restiforme in dichten Bündeln durchsetzen. Es ist dies Verhalten für *Echidna* und die Beutelthiere sehr charakteristisch. Ein bogenförmiges Umkreisen des Corpus restiforme durch Cochlearfasern, wie es für die placentalen Säuger kennzeichnend ist, findet sich bei *Echidna* nicht. Das Tuberculum acusticum ist in diesem Niveau noch nicht vorhanden. Es tritt jedoch einige Schnitte weiter proximalwärts dorsal von der Formatio fasciculata, lateral vom Nucleus triangularis auf. In die eintretenden Fasern der Cochleariswurzel sind bereits einige Ganglienzellen des vorderen Acusticuskerns eingestreut.

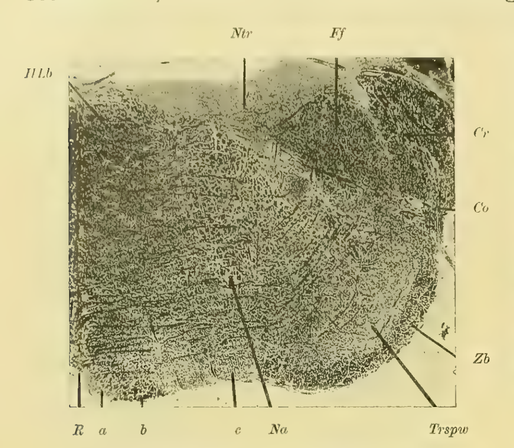


Fig. 7. Querschnitt durch die Medulla oblongata von *Echidna hystrix* (erwachsenes Thier). PAL-Präparat. *a, b, c* Längsbündel am Ventralrand (vergl. Text p. 801). *Co* Cochleariswurzel. *Cr* Corpus restiforme mit durchtretenden Cochlearisfasern. *Ff* Formatio fasciculata (spinale Acusticuswurzel). *HLb* hinteres Längsbündel. *Na* Nucleus ambiguus. *Ntr* Nucleus triangularis. *R* Raphe. *Trspw* spinale Trigeminuswurzel. *Zb* Zonalbündel.

Im ventralen Theil des Querschnitts ist die Olive verschwunden. Der Nucleus ambiguus ist noch durch einige Ganglienzellen vertreten. Der Nucleus lateralis externus ist fast verschwunden. Auch der Nucleus lateralis internus lässt sich nicht mehr sicher identificiren. Die Wurzelfasern des Hypoglossus sind fast verschwunden. Die spinale Trigeminuswurzel und die Zonalbündel zeigen noch dieselben Verhältnisse. Ebenso haben sich die Längsbündel *a*, *b* und *c* kaum geändert.

Bezüglich der Veränderungen in den nächsten Schnitten kann ich auf Fig. 17 und 18 der KÖLLIKER'schen Monographie[1]) verweisen. Ich möchte nur folgende Bemerkungen hinzufügen. Der Eintritt des R. vestibularis n. acustici erfolgt in derselben Weise wie bei allen Säugern. Auch der DEITERS'sche und der BECHTEREW'sche Kern bieten keine Besonderheit. Der Facialiskern besteht, wie dies auch KÖLLIKER angiebt, aus einem ventralen und einem dorsalen Abschnitt. Auf einzelnen Schnitten findet man zwischen beiden noch einen intermediären Abschnitt. Der ventrale Abschnitt ist übrigens weitaus am zellreichsten. Der Durchmesser einzelner Zellen steigt bis auf über 60 μ. Der Austritt des Abducens erfolgt zwischen dem Längsbündel *b* und *c*. Das Bündel a schrumpft stark zusammen.

Die obere Olive liegt nicht wie bei den höheren Säugern (Mensch) medial und medioventral, sondern ventral und lateroventral vom Facialiskern und stösst hart an das mediale Ende der spinalen Trigeminuswurzel. Medialwärts reicht sie nicht ganz bis zur Wurzel des Abducens. Sie bildet eine sehr unregelmässig zerklüftete Masse. Von irgendwelcher Einrollung oder Fältelung ist nichts zu sehen. Die Grösse der Zellen schwankt zwischen 12 und 20 μ. Einen Trapezkern vermochte ich nicht von der oberen Olive abzugrenzen; es steht jedoch natürlich nichts im Wege, die medialsten Ganglienzellengruppen, also die der Abducenswurzel zunächst gelegenen als Trapezkern aufzufassen. Die Trapezfasern erreichen die obere Olive grösstentheils, indem sie in flachem Bogen zwischen der spinalen Quintuswurzel und den

1) L. c. p. 73. Die oberen Theile der Fig. 17 halte ich allerdings nicht für ganz naturgetreu.

chten auch die Zonalbündel, sehr spärliche drängen
trittsschenkel des N. facialis durchbricht den lateralen
wischen der spinalen Quintuswurzel und der oberen
äugern — lateral vom Facialiskern. Das Facialisknie
.ve wendet sich zum Theil zum Abducenskern, zum

Die spinale Quintuswurzel ist kaum verändert. Die Zonalbündel drängen sich etwas mehr medialwärts zusammen. In ihrem Areal treten einzelne grössere Ganglienzellen, an ihrem medialen Rand eine compactere graue Masse auf.

Der N. triangularis ist hier schon verschwunden. Bemerkenswerth ist, dass auf den Zwischenschnitten massenhafte feine Fasern aus dem Triangularkern medialwärts zum oberen Ende der Raphe ziehen und sich in dieser ventralwärts, zum Theil unter Kreuzung, entbündeln. Auch sei noch erwähnt, dass auf den Zwischenschnitten der vordere Acusticuskern durch eine lateral die Formatio fasciculata begrenzende Zellmauer mit dem oben erwähnten ventriculären Theil des Tuberculum acusticum in continuirlicher Verbindung steht.

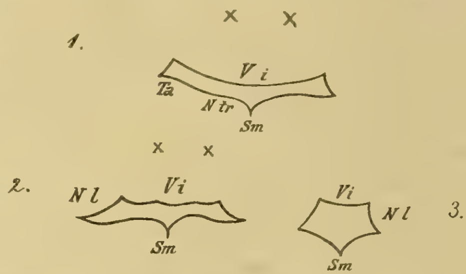


Fig. 8. Successive Querschnitte durch den vierten Ventrikel von *Echidna hystrix* (schematisch). *Nl* laterale Kernmasse. *Ntr* Nucleus triangularis. *Sm* Sulcus medianus rhombi. *Ta* Tuberculum acusticum. *Vi* Vermis inferior. Die beiden Kreuze entsprechen dem paarigen Nucleus fastigii.

Im lateralen Theil des Schnittes ist bereits der Brückenarm getroffen. Der Strickkörper ist bereits in der Markmasse des Kleinhirns verschwunden. Der Bindearm erscheint erst etwas später, und zwar medial von dem Corpus restiforme bezw. der cerebellaren Vestibularisbahn zweiter Ordnung.

Bezüglich des feineren Baues des Kleinhirns bemerke ich noch Folgendes. In den bisher betrachteten Ebenen findet man jederseits zwei Kleinhirnkerne, einen dorsomedialeren und einen ventrolateraleren. Ersterer entspricht jedenfalls dem Nucleus fastigii s. tecti (also dem medialen Kern von Weidenreich), letzterer ist von mir kurz als laterale Kernmasse bezeichnet worden[1]). Ich werde später nachzuweisen suchen, dass er nicht etwa nur dem Nucleus lateralis[2]), sondern wahrscheinlich zugleich auch dem N. anterolateralis und posterolateralis der placentalen Säuger entspricht. Jedenfalls ist diese laterale Kernmasse sehr stark entwickelt, so dass durch sie die Seitenwand des 4. Ventrikels stark vorgetrieben erscheint. Das Ventrikellumen zeigt daher eine ganz charakteristische Folge von Umgestaltungen, bis es schliesslich ein Fünfeck darstellt, dessen Spitze im Sulcus medianus rhombi liegt, dessen Basis der Unterfläche des Wurmes, dessen laterale Seiten der Vortreibung der lateralen Kernmassen, dessen ventrale Seiten dem Ventrikelboden entsprechen. Die beistehenden Figuren geben ein Bild dieser Umwandlung. Bemerkenswerth ist auch, dass die laterale Kernmasse viel weiter proximalwärts reicht als der Nucleus fastigii. Spinalwärts reichen beide etwa gleichweit und stossen schliesslich unmittelbar an einander. Der Nucleus fastigii ist paarig angelegt, auf weite Strecken verschmelzen jedoch die beiden Kerne zu einem unpaarigen Gebilde.

Auf den Bau der Kleinhirnrinde komme ich später zurück.

---

1) Handb. d. Anat. d. Gehirns, p. 549. Vergl. auch Monatsschr. f. Psych. u. Neurol., Bd. X, 1901, p. 146, Fig. 3.

2) Ich verwende diese und die folgenden Bezeichnungen im Sinne Weidenreich's. Ztschr. f. Morph. u. Anthropol., Bd. I, p. 259.

An die Formatio fasciculata grenzt unmittelba
Cochlearfasern, welche — wie wohl bei allen Säug

Berichtigung.

p. 803 Zeile 2 u. f. muss es heissen:

„Der Austrittsschenkel des N. facialis durchbricht den obersten Theil der spinalen Quintuswurzel, zum Theil verläuft er auch zwischen diesem und dem Eintrittsfeld des N. vestibularis.“

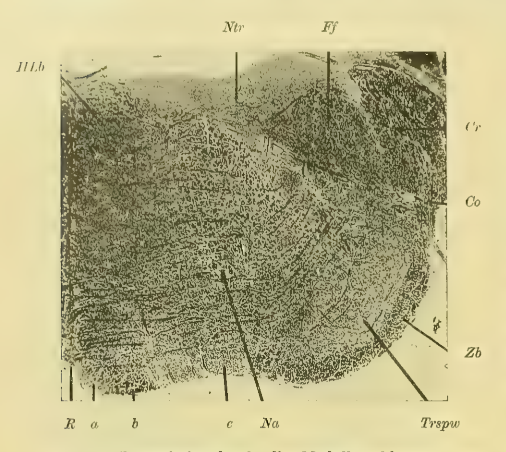


Fig. 7. Querschnitt durch die Medulla oblongata von *Echidna hystrix* (erwachsenes Thier). PAL-Präparat. *a*, *b*, *c* Längsbündel am Ventralrand (vergl. Text p. 801). *Co* Cochleariswurzel. *Cr* Corpus restiforme mit durchtretenden Cochlearisfasern. *Ff* Formatio fasciculata (spinale Acusticuswurzel). *HLb* hinteres Längsbündel. *Na* Nucleus ambiguus. *Ntr* Nucleus triangularis. *R* Raphe. *Trspw* spinale Trigeminuswurzel. *Zb* Zonalbündel.

durch Cochlearfasern, wie es für die placentalen Säuger kennzeichnend ist, findet sich bei *Echidna* nicht. Das Tuberculum acusticum ist in diesem Niveau noch nicht vorhanden. Es tritt jedoch einige Schnitte weiter proximalwärts dorsal von der Formatio fasciculata, lateral vom Nucleus triangularis auf. In die eintretenden Fasern der Cochleariswurzel sind bereits einige Ganglienzellen des vorderen Acusticuskerns eingestreut.

Im ventralen Theil des Querschnitts ist die Olive verschwunden. Der Nucleus ambiguus ist noch durch einige Ganglienzellen vertreten. Der Nucleus lateralis externus ist fast verschwunden. Auch der Nucleus lateralis internus lässt sich nicht mehr sicher identificiren. Die Wurzelfasern des Hypoglossus sind fast verschwunden. Die spinale Trigeminuswurzel und die Zonalbündel zeigen noch dieselben Verhältnisse. Ebenso haben sich die Längsbündel *a*, *b* und *c* kaum geändert.

Bezüglich der Veränderungen in den nächsten Schnitten kann ich auf Fig. 17 und 18 der KÖLLIKER'schen Monographie[1]) verweisen. Ich möchte nur folgende Bemerkungen hinzufügen. Der Eintritt des R. vestibularis n. acustici erfolgt in derselben Weise wie bei allen Säugern. Auch der DEITERS'sche und der BECHTEREW'sche Kern bieten keine Besonderheit. Der Facialiskern besteht, wie dies auch KÖLLIKER angiebt, aus einem ventralen und einem dorsalen Abschnitt. Auf einzelnen Schnitten findet man zwischen beiden noch einen intermediären Abschnitt. Der ventrale Abschnitt ist übrigens weitaus am zellreichsten. Der Durchmesser einzelner Zellen steigt bis auf über 60 μ. Der Austritt des Abducens erfolgt zwischen dem Längsbündel *b* und *c*. Das Bündel a schrumpft stark zusammen.

Die obere Olive liegt nicht wie bei den höheren Säugern (Mensch) medial und medioventral, sondern ventral und lateroventral vom Facialiskern und stösst hart an das mediale Ende der spinalen Trigeminuswurzel. Medialwärts reicht sie nicht ganz bis zur Wurzel des Abducens. Sie bildet eine sehr unregelmässig zerklüftete Masse. Von irgendwelcher Einrollung oder Fältelung ist nichts zu sehen. Die Grösse der Zellen schwankt zwischen 12 und 20 μ. Einen Trapezkern vermochte ich nicht von der oberen Olive abzugrenzen; es steht jedoch natürlich nichts im Wege, die medialsten Ganglienzellengruppen, also die der Abducenswurzel zunächst gelegenen als Trapezkern aufzufassen. Die Trapezfasern erreichen die obere Olive grösstentheils, indem sie in flachem Bogen zwischen der spinalen Quintuswurzel und den

1) L. c. p. 73. Die oberen Theile der Fig. 17 halte ich allerdings nicht für ganz naturgetreu.

Zonalbündeln durchziehen. Einzelne Bündel durchflechten auch die Zonalbündel, sehr spärliche drängen sich durch die spinale Quintuswurzel durch. Der Austrittsschenkel des N. facialis durchbricht den lateralen Theil der oberen Olive, zum Theil verläuft er auch zwischen der spinalen Quintuswurzel und der oberen Olive. Jedenfalls liegt er also — wie wohl bei allen Säugern — lateral vom Facialiskern. Das Facialisknie bietet keine Besonderheiten. Der Stiel der oberen Olive wendet sich zum Theil zum Abducenskern, zum Theil zum medialen Abschnitt des N. triangularis.

Die spinale Quintuswurzel ist kaum verändert. Die Zonalbündel drängen sich etwas mehr medialwärts zusammen. In ihrem Areal treten einzelne grössere Ganglienzellen, an ihrem medialen Rand eine compactere graue Masse auf.

Der N. triangularis ist hier schon verschwunden. Bemerkenswerth ist, dass auf den Zwischenschnitten massenhafte feine Fasern aus dem Triangularkern medialwärts zum oberen Ende der Raphe ziehen und sich in dieser ventralwärts, zum Theil unter Kreuzung, entbündeln. Auch sei noch erwähnt, dass auf den Zwischenschnitten der vordere Acusticuskern durch eine lateral die Formatio fasciculata begrenzende Zellmauer mit dem oben erwähnten ventriculären Theil des Tuberculum acusticum in continuirlicher Verbindung steht.

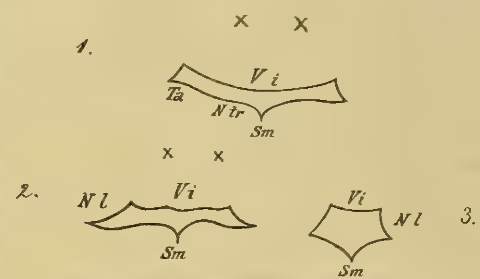


Fig. 8. Successive Querschnitte durch den vierten Ventrikel von *Echidna hystrix* (schematisch). *Nl* laterale Kernmasse. *Ntr* Nucleus triangularis. *Sm* Sulcus medianus rhombi. *Ta* Tuberculum acusticum. *Vi* Vermis inferior. Die beiden Kreuze entsprechen dem paarigen Nucleus fastigii.

Im lateralen Theil des Schnittes ist bereits der Brückenarm getroffen. Der Strickkörper ist bereits in der Markmasse des Kleinhirns verschwunden. Der Bindearm erscheint erst etwas später, und zwar medial von dem Corpus restiforme bezw. der cerebellaren Vestibularisbahn zweiter Ordnung.

Bezüglich des feineren Baues des Kleinhirns bemerke ich noch Folgendes. In den bisher betrachteten Ebenen findet man jederseits zwei Kleinhirnkerne, einen dorsomedialeren und einen ventrolateraleren. Ersterer entspricht jedenfalls dem Nucleus fastigii s. tecti (also dem medialen Kern von Weidenreich), letzterer ist von mir kurz als laterale Kernmasse bezeichnet worden[1]). Ich werde später nachzuweisen suchen, dass er nicht etwa nur dem Nucleus lateralis[2]), sondern wahrscheinlich zugleich auch dem N. anterolateralis und posterolateralis der placentalen Säuger entspricht. Jedenfalls ist diese laterale Kernmasse sehr stark entwickelt, so dass durch sie die Seitenwand des 4. Ventrikels stark vorgetrieben erscheint. Das Ventrikellumen zeigt daher eine ganz charakteristische Folge von Umgestaltungen, bis es schliesslich ein Fünfeck darstellt, dessen Spitze im Sulcus medianus rhombi liegt, dessen Basis der Unterfläche des Wurmes, dessen laterale Seiten der Vortreibung der lateralen Kernmassen, dessen ventrale Seiten dem Ventrikelboden entsprechen. Die beistehenden Figuren geben ein Bild dieser Umwandlung. Bemerkenswerth ist auch, dass die laterale Kernmasse viel weiter proximalwärts reicht als der Nucleus fastigii. Spinalwärts reichen beide etwa gleichweit und stossen schliesslich unmittelbar an einander. Der Nucleus fastigii ist paarig angelegt, auf weite Strecken verschmelzen jedoch die beiden Kerne zu einem unpaarigen Gebilde.

Auf den Bau der Kleinhirnrinde komme ich später zurück.

---

1) Handb. d. Anat. d. Gehirns, p. 549. Vergl. auch Monatsschr. f. Psych. u. Neurol., Bd. X, 1901, p. 146, Fig. 3.
2) Ich verwende diese und die folgenden Bezeichnungen im Sinne Weidenreich's. Ztschr. f. Morph. u. Anthropol., Bd. I, p. 259.

Im weiteren Verfolg der Serie greife ich einen Schnitt heraus, welcher bereits dem hinteren (spinalen) Ponsgebiet angehört. Ich verzichte darauf, eine eigene Abbildung zu geben, da die Fig. 19 der KÖLLIKER-schen Monographie[1]) eine vollkommen ausreichende Darstellung giebt, und hebe nur einzelne bemerkenswerthe Punkte hervor.

Die Raphe stellt — wie übrigens schon auf den letztbesprochenen Schnitten — eine breite graue Masse dar, welche ich als Säulenkern der Raphe bezeichnet habe. Dorsalwärts stösst dieser Säulenkern an das Ventrikelgrau, ventralwärts fliesst er, sich verbreiternd, mit dem Grau der Brückenkerne zusammen, welches rechts und links neben der Mittellinie eine compacte Masse bildet, während es sich weiter seitwärts in ein Netzwerk auflöst. Im Säulenkern der Raphe findet man sehr zahlreiche unter sehr flachen Winkeln sich kreuzende Faserbündel. Basalwärts reichen diese Kreuzungen bis hart an die massenhaften Kreuzungen des Brückengraues, dorsalwärts bis an das centrale Höhlengrau. Da sich das letztere trichterförmig noch tief zwischen die beiden hinteren Längsbündel einsenkt, finden sich sonach zwischen den hinteren Längsbündeln keine Kreuzungen. Die Ganglienzellen des Raphekerns zeigen Durchmesser bis zu 30 μ und darüber. Sie gleichen unverkennbar denjenigen des Brückengraues. Die Herkunft der Kreuzungsfasern der Raphe ist nicht leicht zu bestimmen. Da sie sich lateralwärts grösstentheils nur auf kurze Strecken verfolgen lasssen, nehme ich an, dass es sich grösstentheils um Längsfasern der Formatio reticularis alba, zum Theil auch grisea handelt, welche hier behufs Kreuzung in die Transversalrichtung umgebogen sind[2]). Nur die basalsten Kreuzungsfasern der Raphe lassen sich durchweg weiter lateralwärts verfolgen, zum Theil bis in die Gegend des Kerns der lateralen Schleife, zum Theil bis in die Gegend der Zonalbündel. — Bemerken will ich noch, dass in den frontalen Brückenabschnitten zweifellos Fasern aus dem Brückengrau sich haubenwärts zur medialen Schleife hinzugesellen. Diese Fasern entspringen vorzugsweise aus dem medianen dorsalen Abschnitt des Brückengraus, der auch sonst eine etwas gesonderte Stellung einnimmt und unmittelbar an die basale Verbreiterung des Säulenkerns der Raphe stösst.

Das hintere Längsbündel hebt sich auf meinen Schnitten sehr scharf von der Formatio reticularis ab, noch viel schärfer als auf der KÖLLIKER'schen Abbildung. Es rührt dies daher, dass starke Balken grauer Substanz sich zwischen das hintere Längsbündel und die Formatio reticularis drängen. Sehr interessant ist, dass zahlreiche Bündel aus der Gegend des hinteren Längsbündels ventralwärts neben dem Säulenkern der Raphe absteigen[3]). Ich habe diese Fasern bereits im Jahre 1899[4]) beschrieben. Leider vermag ich über ihre Herkunft und ihren Verbleib heute so wenig wie damals Sicheres mitzutheilen. Ich möchte nicht ganz ausschliessen, dass sie zum Theil auch aus Ganglienzellen des Höhlengraus und namentlich auch aus dem LÖWENTHAL'schen Bündel (s. unten), also nicht nur aus dem hinteren Längsbündel stammen. Ueber ihren Verbleib kann ich nur sagen, dass sie wahrscheinlich nicht bis in das Brückengrau gelangen, sondern noch in dem Haubentheil wieder in die Längsrichtung umbiegen. Es ist ferner jedenfalls auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass es sich um Fasern des Pedunculus corp. mamill. zum Nucleus tegmenti dorsalis handelt[5]).

---

1) L. c., p. 75.

2) In spinaleren Ebenen kommen die Bogenfasern aus den Acusticuskernen hinzu. Dass auch die Bogenfasern in den jetzt zur Besprechung stehenden Ebenen sämmtlich oder grösstentheils aus Acusticusfasern zweiter Ordnung bestehen, welche etwa bei ihrem Bogenverlauf zugleich cerebralwärts sich gewendet hätten, scheint mir auf Grund einer sorgfältigen Durchmusterung der Schnittreihe ausgeschlossen.

3) Auf KÖLLIKER'schen Abbildung sind sie nicht dargestellt.

4) Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurol. Bd. VI, p. 364.

5) Auch wäre daran zu denken, dass es sich um Fasern aus dem Ganglion interpedunculare handeln könnte, welche zum Ganglion tegmenti dorsale ziehen. Solche Fasern hat bereits KÖLLIKER bei dem Kaninchen abgebildet (Handb. d. Gewebelehre, 1893, p. 503, Fig. 635). Ich glaube jedoch, dass diese Fasern sich durch medialere Lage unterscheiden und zu dem später zu besprechenden GANSER'schen Bündel (= Haubenbündel des Ganglion interpedunculare) gehören. An derselben Stelle (p. 504) erwähnt KÖLLIKER auch bereits, dass ein Theil der Fasern des Pedunculus corp. mamill. bei dem Kaninchen zum Ganglion tegmenti dorsale gelangt. Vergl. auch p. 487.

Besonders interessant sind die Ganglienzellenanhäufungen im Bereich des centralen Höhlengraus. Die KÖLLIKER'sche Fig. 19 stellt nur eine Ganglienzellenanhäufung dar und auch diese nur sehr undeutlich. Sie liegt im lateralen Winkel am Boden des Höhlengraus und wird von KÖLLIKER als Nucleus tegmenti dorsalis (= Ganglion tegmenti dorsale, bei GUDDEN einfach Ganglion dorsale) gedeutet. Bei *Ornithorhynchus* beschreibt KÖLLIKER ausserdem im Höhlengrau eine seitliche Anhäufung von Ganglienzellen im Höhlengrau, welche er als Substantia ferruginea (= Locus caeruleus) deutet[1]). Ich hatte letztere bei *Ornithorhynchus* als Trochleariskern gedeutet (Kern q)[2]). Ich glaube mir jetzt wenigstens bei *Echidna* völlige Klarheit verschafft zu haben. Zunächst kommt die Subst. ferruginea nirgends in das Bereich des Höhlengraus zu liegen. Sie ist vielmehr in diesen Ebenen überhaupt nicht mehr sichtbar. Ich rechne alle Ganglienzellengruppen, welche man in diesem Niveau in dem seitlichen und ventralen Höhlengrau findet, zum Nucleus tegmenti dorsalis, und zwar sowohl bei *Echidna* wie bei *Ornithorhynchus*[3]). Der Trochleariskern tritt erst in etwas höheren Ebenen auf. Abgesehen von der Grösse und anderen morphologischen Eigenschaften der Zellen ist auch die Lage des letzteren charakteristisch, er liegt dem hinteren Längsbündel viel näher. Der Nucleus tegmenti dorsalis liegt mit seiner Hauptmasse mitten im Höhlengrau selbst, doch erstrecken sich einige Zellgruppen lateralwärts und ventrolateralwärts noch bis in die anliegende Haubenformation[4]). Aus der lateralen Schleife bezw. aus dem Kern der lateralen Schleife ziehen nicht nur Fasern zum Velum medullare anterius und zum Trochleariskern, sondern vor allem auch zahlreiche Fasern zum Nucleus tegmenti dorsalis. Die zum Höhlengrau ziehenden Querfasern, welche KÖLLIKER auf Fig. 17, p. 73 abgebildet hat, leite ich ebenfalls von der lateralen Schleife her. KÖLLIKER erwähnt sie im Text nicht. In seiner Gewebelehre bildet er dieselben Fasern für das Katzengehirn ab (Fig. 562, p. 394) und bezeichnet sie als „vom Lemniscus lateralis medianwärts verlaufende und in Fibrae arcuatae übergehende Querfasern". Ich selbst habe gleichfalls diese Bündel wiederholt besprochen[5]) und ihren Uebergang in Bogenfasern bezweifelt. Auch bei *Echidna* glaube ich feststellen zu können, dass sie sämmtlich oder wenigstens grösstentheils im Höhlengrau, und zwar namentlich im Nucleus tegmenti dorsalis, endigen. Im Uebrigen trifft die Schilderung, welche KÖLLIKER für die im dorsomedialen Abschnitt des Nucleus tegmenti dorsalis bei *Ornithorhynchus* auftretenden Längsfasern giebt[6]), auch für *Echidna* in den wesentlichen Punkten zu. KÖLLIKER bezeichnet diese Längsfasern als Fasciculus longitudinalis medialis. Ich halte diese Bezeichnung für unzweckmässig, da die mediale Lage diesen Fasern mit dem hinteren Längsbündel gemeinsam ist[7]). Sie sind identisch mit dem schon 1899 von mir beschriebenen Bündel n, welches proximalwärts sich nach dem Verschwinden des Nucleus tegmenti dorsalis allmählich ventralwärts in die graue Masse der Raphe einsenkt und schliesslich zum Ganglion interpedunculare zu verfolgen ist. Ich habe schon damals vorgeschlagen, es als GANSER'sches Bündel zu bezeichnen[8]), weil GANSER es zuerst bei dem Maulwurf[9]) und der Feldmaus gesehen hat, wenn-

1) L. c. p. 17 und 60. In der Figurenerklärung zu Fig. 9 hat KÖLLIKER selbst zu Substantia ferruginea ein Fragezeichen zugefügt.

2) L. c. p. 365.

3) Auf die Verhältnisse von *Ornithorhynchus* komme ich später zurück. Hier bemerke ich nur vorgreifend, dass ich den Kern p von *Ornithorhynchus* jetzt im Wesentlichen als Nucleus tegmenti dorsalis (mediale Zellgruppe) auffasse und q noch immer gegen KÖLLIKER als Trochleariskern bezw. in distaleren Ebenen als laterale Gruppe des N. tegm. dors. deute.

4) Diese sind es eben, welche KÖLLIKER als Substantia ferruginea gedeutet hat.

5) Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol., Bd. XIV, p. 55 u. 296.

6) L. c. p. 60.

7) Dazu kommt, dass die Bezeichnung „medianes" Längsbündel bereits für das Bündel aus dem Nucleus funiculi teretis vergeben ist (OBERSTEINER, Nerv. Centralorg., 4. Aufl., p. 502) und promiscue mit der Bezeichnung mediales Längsbündel gebraucht wird (BECHTEREW, Leitungsbahnen, p. 342).

8) Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol., Bd. VI, p. 363.

9) Morphol. Jahrb., Bd. VII.

gleich er seine Endigung nicht festzustellen vermochte. Ich halte diesen Vorschlag auch jetzt noch aufrecht. Mit den oben (p. 804) erwähnten ventralwärts aus dem Bereich des hinteren Längsbündels absteigenden Fasern kann es nicht verwechselt werden, wenn man beachtet, dass diese weiter lateral vom Säulenkern der Raphe liegen, während das GANSER'sche Bündel noch innerhalb bezw. am Rand der grauen Masse der Raphe verläuft.

Bezüglich des N. trochlearis habe ich nur Folgendes nachzutragen. Seine Wurzelbündel liegen, wie auch aus der KÖLLIKER'schen Figur hervorgeht, medial von der Aquäductwurzel des Trigeminus, und zwar hart an ihrem concaven Rand. Der Uebergang der Fasern in das Velum medullare anterius vollzieht sich in der bekannten Weise. Die nach der Kreuzung aus dem V. med. ant. austretenden Fasern durchbrechen die Spitze des Bindearmquerschnitts. In der Regel kann man während des longitudinalen Verlaufs im Höhlengrau 2 Hauptbündel und ein oder das andere Nebenbündel unterscheiden. Zuweilen liegt ein kleines Nebenbündel innerhalb des Querschnitts der Aquäductwurzel des Trigeminus, d. h. zwischen den Bündeln der Aquäductwurzel.

Der von mir bei *Ornithorhynchus* beschriebene stärkere mediane Zellhaufen im Bereich der Raphe zwischen den beiden hinteren Längsbündeln[1]) ist bei *Echidna* etwas weniger gut ausgebildet. Auch der ventraler gelegene Nucleus centralis superior, welcher zum Theil meinem Säulenkern der Raphe entspricht, ist nicht scharf ausgeprägt. Der Nucleus tegmenti profundus hebt sich erst auf etwas weiter cerebralwärts gelegenen Schnitten, z. B. a, XLVII, deutlich ab (vergl. Fig. 20 von KÖLLIKER, wo er nicht bezeichnet, aber doch zu erkennen ist). Ich komme in dem vergleichenden Theil auf diesen Kern ausführlich zurück. Ebenso werde ich dann den von mir bei *Pseudochirus* (p. 703) beschriebenen Kern näher schildern. Die Annahme von HATSCHEK[2]), dass letzterer mit dem Nucleus tegmenti profundus identisch ist, scheint mir nach meinen neuen Untersuchungen viel für sich zu haben. Sicher steigen aus dem Nucleus tegmenti profundus Fasern ventralwärts ab (wahrscheinlich Pedunculus corp. mamill.).

Der Brückenarm selbst bietet in diesem Niveau nichts Auffallendes. Ein Stratum superficiale und ein Stratum complexum heben sich deutlich ab. Ein Stratum profundum lässt sich nicht abgrenzen. Im Bereich der Medianlinie verschmelzen die Fasern des Str. superficiale und das Str. complexum zu einer einzigen dichten Kreuzungsmasse. Sehr interessant sind die dorsoventral in der Verlängerung der Raphe verlaufenden Fasern, welche die Brückenkreuzung senkrecht durchsetzen. Es handelt sich um den sogenannten Fasciculus verticalis pontis[3]), also nicht etwa um das SPITZKA'sche Bündel (Bündel von der Schleife zum Hirnschenkelfuss). Mit dem GANSER'schen Bündel besteht kein Zusammenhang. Man gewinnt vielmehr den Eindruck, dass die Fasern oberhalb der Querfaserung der Brücke dem Säulenkern der Raphe durch eine leichte seitliche Biegung ausweichen und dann weiter dorsalwärts ziehen. Ein Zusammenhang mit den p. 804 erwähnten dorsoventral verlaufenden Bündeln aus der Gegend des hinteren Längsbündels ist mir, wie dort bereits gesagt, nicht wahrscheinlich. Ventralwärts scheinen die Fasern des Fasciculus verticalis in einer stärkeren medianen Zellanhäufung des Brückengraus nahe der Oberfläche zu endigen.

---

1) Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol., Bd. VI, p. 364. KÖLLIKER, l. c. p. 60, hat diesen Zellhaufen als Nucleus raphes bezeichnet, auf seiner Fig. 10 jedoch in der Figurenbezeichnung einem viel weiter ventralwärts und auch lateralwärts von der Raphe gelegenen Kern diesen Namen beigelegt. Es handelt sich um ganz verschiedene Gebilde. Das auf Fig. 10 mit *NR* bezeichnete Gebilde ist der Nucleus tegmenti profundus von GUDDEN, wie übrigens KÖLLIKER selbst an einer anderen Stelle (p. 62) vermuthet, freilich liegt er auffällig weit ventral.

2) HATSCHEK, Arb. aus d. Neurol. Inst. von OBERSTEINER, Heft 10, p. 85. H. hebt mit Recht auch die Schwankungen der Lage hervor.

3) Vergl. BECHTEREW, Leitungsbahnen, p. 395.

Die mediale Schleife hebt sich, wie auch auf den früheren Schnitten, gegen die dorsaleren Abschnitte der Formatio reticularis vorläufig noch wenig ab. Die laterale Schleife ist sehr mächtig entwickelt. Ihre Fasern wenden sich in diesem Niveau in flachem Bogen zum Seitenrand des Schnittes und weiterhin zum hinteren Vierhügelganglion. Aus distaleren Schnitten trage ich nach, dass die aus der lateralen Schleife zum Velum medullare ant. ziehenden Fasern zum Theil — ebenso wie die Wurzelfasern des Trochlearis (s. oben) — die Spitze des Bindearmquerschnitts durchbrechen. Der Kern der lateralen Schleife liegt unmittelbar lateral von der medialen Schleife und hat eine rundliche Form. Seine Zellen messen bis zu 35 μ im längsten Durchmesser. Mitten in die aufsteigenden Fasern der lateralen Schleife eingebettet, erscheint der lang ausgezogene Querschnitt der motorischen Trigeminuswurzel. Der Kern der letzteren ist auf den in Rede stehenden Schnitten nicht mehr zu sehen.

Höchst merkwürdig gestaltet sich in dieser Gegend das Verhalten der Zonalbündel. Auf dem zuletzt betrachteten Schnitt hatten sich dieselben am medialen Pol der spinalen Trigeminuswurzel angesammelt. Jetzt werden sie durch ein Balkenwerk grauer Substanz zerklüftet, welches einerseits mit dem Brückengrau zusammenhängt und andererseits als spitzer Zipfel sich dorsalwärts zwischen das Areal der spinalen Trigeminuswurzel und die laterale Schleife einschiebt. Ich will diese bedeutsame Zellgruppe als Nucleus laciniatus (zipfelförmigen Kern) beziehen. Es ergiebt sich meines Erachtens ganz zweifellos, dass er bei *Echidna* sowohl mit den Zonalbündeln wie mit der lateralen Schleife in ausgiebiger Verbindung steht. Ob ihm auch Beziehungen zu Fasern des Brückenarms und der Brückenkreuzung zukommen, lasse ich offen. Sicher ist, dass, wie auch Kölliker[1]) bereits angegeben hat, zahlreiche Fasern der Zonalbündel auf den nächstfolgenden Schnitten sich den Querfasern der Brücke beigesellen und mit diesen zur Mittellinie ziehen. Die Zellen des N. laciniatus messen grösstentheils 25—30 μ im Durchmesser.

Die spinale Trigeminuswurzel bietet keine Besonderheiten. Sie ist jetzt von der Oberfläche nur noch durch die Faserung des Brückenarms getrennt.

Der Bindearm bildet ein schmales, lang hingezogenes sichelförmiges Querschnittsfeld. Lateral stösst es an die aufsteigende Faserung der lateralen Schleife, medial an die absteigende sehr zerstreute Faserung der Aquäductwurzel des Trigeminus. Rings ist es ausserdem von grauen Massen eingeschlossen, deren Balken die bekannte Zerklüftung des Bindearmquerschnitts herbeiführen. Hin und wieder schlängelt sich auch ein Bündel der lateralen Schleife durch das Bindearmfeld (siehe oben).

Der Aquäductkern des Trigeminus zeigt keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Ich möchte nur nochmals die Aufmerksamkeit auf die starke mediane Anhäufung von Kernzellen im Dache des Aquäducts lenken. Bei der Verfolgung der Serie kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, dass aus diesen Dachzellen vor allem die Fasern des Frenulum des hinteren Vierhügels entspringen. Wohin diese Fasern gelangen, vermochte ich bei *Echidna* nicht sicher festzustellen. Es scheint, dass sie grösstentheils seitlich in das Gebiet der Aquäductwurzel des Trigeminus gelangen. Ich möchte jedoch annehmen, dass sie durchaus nicht alle sich dieser beigesellen, sondern vermuthen, dass sie wenigstens zum Theil das Feld der Aquäductwurzel nur durchsetzen, am Medialrand des Bindearmfeldes ventrolateralwärts ziehen und sich schliesslich der lateralen Schleife beigesellen.

Das hintere Vierhügelganglion (Nucleus corp. quadrigem. post.) zeigt die bei allen Mammaliern wiederkehrende Form und Lage. Die grösseren Zellen des Hinterhügelkerns messen 30 μ und mehr im Durchmesser. Die Commissur der hinteren Vierhügel ist sehr stark entwickelt. In der peripherischen

1) L. c. p. 89 ff.

Schicht (sog. Rindenschicht) des hinteren Vierhügels findet man nur kleinere Zellen. Ausser einstrahlenden Fasern der lateralen Schleife finden sich hier viele feine unregelmässig verlaufende Fasern.

In den folgenden Schnitten vollzieht sich der Austritt des Trigeminus gewissermaassen rein passiv, indem die Brückenformation sich mehr und mehr auf die medialen Abschnitte beschränkt. Zugleich tritt im Höhlengrau dem hinteren Längsbündel unmittelbar angelagert der Trochleariskern auf. An Stelle der hinteren Vierhügel treten die vorderen. Sehr bemerkenswerth ist die enorme Entwickelung der lateralen Schleife und ihres Kerns. Ausser dem ventralen Hauptkern findet sich ein kleinerer dorsaler Kern. Kölliker's Fig. 20 und 21 geben diese Verhältnisse sehr anschaulich wieder.

Ueber den Aufbau des vorderen Vierhügels kann ich noch Folgendes zufügen. An Pal-Präparaten unterscheidet man 7 Hauptschichten:

1) die peripherischste Schicht[1]) (oberflächliches Grau oder Cappa cinerea), in der zahlreiche zur Oberfläche annähernd parallele Fasern verlaufen;

2) das Stratum opticum, welches eingebettet in graue Substanz zahlreiche rundliche Bündelquerschnitte zeigt;

3) das mittlere Grau, welches bei *Echidna* relativ faserarm ist;

4) das Stratum lemnisci, welches sich ebenso wie bei allen anderen Säugern verhält;

5) das tiefe Grau, welches nicht scharf abgegrenzt ist;

6) das tiefe Mark, aus welchem unter anderem namentlich die Bogenfasern der fontaineartigen Haubenkreuzung von Meynert hervorgehen;

7) das Höhlengrau.

Aus dem Höhlengrau treten zahlreiche radiäre Fasern in die 6. Schicht. Diese lassen sich bis zur 3., zum Theil auch bis zur 2. Schicht verfolgen.

Die 1. Schicht enthält ziemlich spärliche markhaltige Nervenfasern, die theils der Oberfläche parallel ziehen, theils die Schicht unregelmässig in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen. Eine einigermaassen scharf abgegrenzte Zonalschicht findet sich nicht. In der Fossa quadrigemina mediana ist die peripherische Zone verschmälert, aber nicht ganz unterbrochen.

Im Stratum opticum findet man zwischen den Bündelquerschnitten dichtgedrängte grosse Ganglienzellen (Durchmesser bis zu 40 μ); sie sind wohl mit dem von Ramón y Cajal l. c. p. 474 unter b beschriebenen identisch. In der Fossa mediana fehlt das Stratum opticum in den proximalen Schnittebenen, soweit Bündelquerschnitte in Betracht kommen, ganz, doch schickt es zur Commissur im Dach der vorderen Vierhügel einen nicht unansehnlichen Beitrag.

Das mittlere Grau und das Stratum lemnisci lassen sich bei *Echidna* nicht scharf trennen. Da ausserdem auch das tiefe Grau und das tiefe Mark sich ohne scharfe Grenze anschliessen, so würde auch für *Echidna* die Zusammenfassung dieser 4 Schichten zu einer zona ganglionar ó de las fibras horizontales im Sinne von Ramón y Cajal (l. c. p. 472 und 474) zulässig sein[2]). Immerhin ist sehr leicht festzustellen, dass in den äusseren Partien dieser Gesammtschicht, d. h. eben in dem mittleren Grau dicht gedrängte grosse Ganglienzellen überwiegen, welche sich unmittelbar an die Ganglienzellen des Stratum opticum anzuschliessen scheinen. Andererseits schliessen sich offenbar die Bogenfasern (Ramón y Cajal's horizontale Fasern) gegen das centrale Höhlengrau hin immer dichter zusammen und bilden so das tiefe Mark. Der

---

1) = Zone 1 + 2 von Ramón y Cajal (Textura del sist. nerv., Bd. II, p. 471).

2) Leider lassen mich auch meine entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen hier im Stich. Vergl. meinen Beitrag in Hertwig's Vergleichender Entwickelungsgeschichte, p. 431 und Fig. 130.

Uebergang der Bogenfasern in die laterale Schleife und in die MEYNERT'sche Haubenkreuzung lässt sich auch bei *Echidna* leicht nachweisen. Auch Beziehungen zur medialen Schleife sind sehr wahrscheinlich.

Bei dem Beuteljungen sind im Bereich der Schichten des Vordervierhügels nur die innersten Bogenfasern schon mit Mark umkleidet. Diese früh markreifen Fasern gehören wahrscheinlich nicht der Aquäductwurzel des Trigeminus an, vielmehr gehen sie alle oder fast alle in die MEYNERT'sche Haubenkreuzung über, welche schon stark myelinhaltig ist. Einzelne dieser Markfasern lassen sich auch bestimmt bis zu dem Oculomotoriuskern verfolgen, eine gewiss sehr bemerkenswerthe Thatsache.

Ein besonderes Interesse beansprucht in dieser Gegend noch das Ganglion interpedunculare, welches bei *Echidna* einen mächtigen unpaaren Körper darstellt. Die Arkaden des Fasciculus retroflexus sind sehr schön ausgeprägt. Sehr bemerkenswerth ist das enorme Caliber dieser Fasern. Ich habe einzelne Fasern von über 20 μ Breite gefunden. Man hat geradezu den Eindruck breiter Bänder [1]). Myelin fehlt anscheinend vollständig. Diese Verbreiterungen sind um so bemerkenswerther, als die Markfasern des Fasciculus retroflexus selbst nicht aussergewöhnlich dick sind [2]). In dem dorsalen Abschnitt des Ganglions sammelt sich — und zwar deutlich paarig — der Querschnitt des aus dem Ggl. interpedunculare entspringenden, von GANSER entdeckten Haubenbündels, welches zum Nucleus tegmenti dorsalis aufsteigt und von mir als GANSER'sches Bündel bezeichnet wird (vergl. p. 805). Zwischen diese beiden Bündel schiebt sich die graue Masse der Raphe keilförmig ein. Ausdrücklich sei auch noch bemerkt, dass der hinterste (spinalste) Theil des Ggl. interpedunculare noch dem Brückengebiet angehört, also zwischen Brückenformation und Raphe zu liegen kommt.

Der weiteren Schilderung lege ich die umstehende **Fig. 9** (Objecttr. LXXI, 1, Serie a) zu Grunde, welche einen Schnitt darstellt, der links noch ganz in das Bereich des vorderen Vierhügels, rechts zum Theil bereits in das Gebiet des Sehhügels fällt. Zum Vergleich eignen sich Fig. 22 und 23 der KÖLLIKER'schen Monographie [3]). Der Aquäduct erscheint im Durchschnitt lancet- bezw. rautenförmig. Seine dorsale Spitze ist ösenähnlich ausgezogen. Die grösste Breite beträgt, wenn man die linke Hälfte des Schnittes zu Grunde legt, 570 μ. Das centrale Höhlengrau enthält stellenweise, so z. B. in den dorsolateralen Abschnitten, ziemlich reichliche, aber sehr feine Fasern, welche keine gesetzmässige Verlaufsrichtung erkennen lassen. Oberhalb des Aquäducts sind Zellen des Kerns der Aquäductwurzel des Trigeminus nicht mehr zu finden. Auch am lateralen Rand des Höhlengraus sind sie sehr spärlich geworden.

Der Zwischenraum zwischen dem Aquäduct und der Fossa quadrigemina mediana wird grösstentheils von Commissurfasern ausgefüllt, welche, wie die Verfolgung der Serie ergiebt, noch zur Commissur des vorderen Vierhügels gehören. Nur die innersten Fasern der rechten Schnitthälfte sind bereits zur Commissura posterior zu rechnen. Links endigen diese Fasern wie abgeschnitten. Die Grenze zwischen den beiden Commissuren ist also durchaus nicht scharf. Eine Unterscheidung von ventralen und dorsalen Fasern in der Commissura posterior, wie sie bekanntlich oft gelingt, vermochte ich bei *Echidna* nicht durchzuführen. Der weitere Verlauf der Fasern der hinteren Commissur lässt sich auf den folgenden Schnitten

---

1) Bei sehr starker Vergrösserung erscheinen sie streifig, wahrscheinlich entsprechend der Zusammensetzung aus Neurofibrillen.

2) Leider fehlen mir gerade aus dieser Gegend Karminpräparate, so dass ich über das Vorkommen zweier Fasersorten, einer mit Karmin sich intensiv färbenden und einer gegen Karminfärbung refractären, wie es von FRITSCH (Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns, Berlin 1878), und HONEGGER (Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Fornix etc. Genf 1890, p. 405) angegeben worden ist, nichts berichten kann.

3) Mit Fig. 23 schliesst die KÖLLIKER'sche Darstellung ab.

mit einiger Sicherheit verfolgen. Der grösste Theil steigt in ziemlich steilem Bogen in das Haubengebiet herab. Ein grosser Theil der Fasern endet bezw. entspringt hier in dem DARKSCHEWITSCH'schen Kern (Nucleus commissurae posterioris s. Nucleus fasc. long. post.). Dieser Kern ist auf dem abgebildeten Schnitt namentlich rechts gut zu erkennen. Er liegt ziemlich weit dorsolateral vom Oculomotoriuskern, in der Nähe der lateralen Ausbiegung des Höhlengraus. Auf der Figur ist er rechts durch Schraffirung wiedergegeben, ich muss jedoch hervorheben, dass er gegen die angrenzenden grauen Massen bei *Echidna* nicht scharf abgesetzt ist. Auch reichen die Bündelquerschnitte der Haube zum Theil noch in sein Areal hinein. Dass alle Fasern der Commissura posterior mit diesem Kern in Verbindung stehen, möchte ich für *Echidna* bezweifeln. Wohin die Fasern der hinteren Commissur nach ihrer Kreuzung in der gegensinnigen Verlaufsrichtung gelangen, konnte ich auf meinen Serien nicht ermitteln.

Bezüglich der Commissura corpp. quadr. ant. ist nur noch zu erwähnen, dass auch hier die dorsalsten Fasern (*Ccqa*²) sich seitlich im Stratum opticum verlieren, während die meisten übrigen Fasern (*Ccqa*¹) sich zum Stratum lemnisci und namentlich zum tiefen Mark wenden.

Der Oculomotoriuskern zerfällt nicht in einzelne Abtheilungen. Mit dem Trochleariskern hängt er nicht continuirlich zusammen. So finden sich z. B. auf meiner einen Serie die letzten Reste des Trochleariskerns auf Objectträger LIX, während die ersten Anfänge des Oculomotoriuskerns sich erst auf Objectträger LXIV finden[1]). Auf den Zwischenschnitten finden sich auf der einen Seite überhaupt fast keine Kernzellen, auf der anderen Seite höchstens 2 oder 3 pro Schnitt. Proximalwärts reicht der Kern noch ziemlich weit in die Ebenen der Commissura

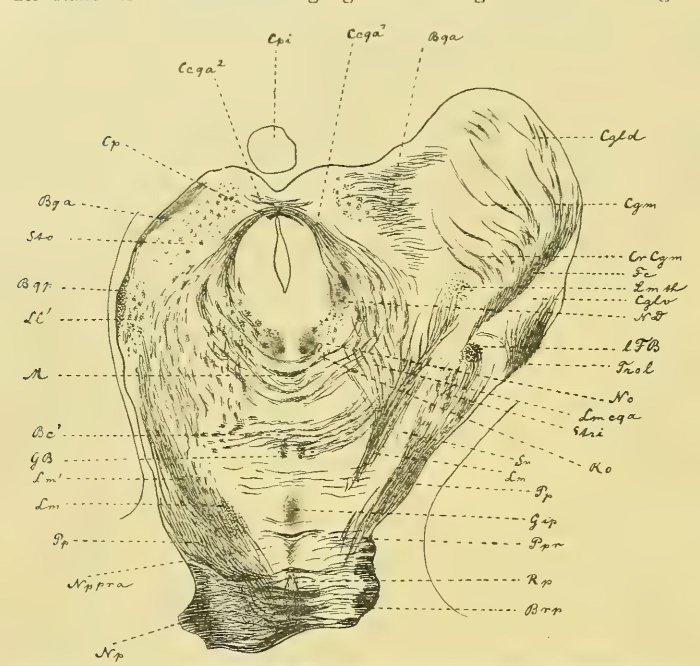


Fig. 9. Querschnitt durch den Hirnstamm von *Echidna*. Serie a, Objecttr. LXXI, 1. WEIGERT-Färbung. Halbschematisch (mit Camera gezeichnet). *Bc'* Bindearmkreuzung. *Bqa*, *Bqp* vorderer, hinterer Vierhügelarm. *Bqa* (rechts) Fasern des vorderen Vierhügelarms, welche in einiger Tiefe über den Thalamus hinwegziehen. *Brp* Brückenarm. *Ccqa*¹, *Ccqa*² Commissur des vorderen Vierhügels (vergl. Text p. 810). *Cglv* Corpus geniculatum laterale ventrale. *Cgld* Corpus geniculatum laterale dorsale. *Cgm* Corpus geniculatum mediale. *Cp* Commissura posterior. *Cpi* Corpus pineale. *Cr Cgm* grösstentheils Stabkranzfaserung des Corpus geniculatum mediale. *Fc* Kometenbündel. *GB* GANSER-sches Bündel. *Gip* Ganglion interpedunculare. *lFB* laterale Fussbündel. *Lm'* aufsteigende Fasern der medialen Schleife (vergl. Text p. 813). *Lm* der noch nicht im Aufsteigen begriffene Theil des Lemniscus medialis. *Lmcqa* Vordervierhügelantheil der medialen Schleife, *Lmth* Sehhügelantheil der medialen Schleife. *Ll'* Bündelquerschnitte, die wahrscheinlich aus der lateralen Schleife stammen (vergl. Text p. 811). *M* MEYNERT'sche Kreuzung. *No* Oculomotoriuskern. *ND* DARKSCHEWITSCH'scher Kern. *Np* Nucleus pontis, *Nppra* dessen tiefer vorderer Theil. *Pp* Pes pedunculi. *Ppr* tiefe Querfaserschicht der Brücke. *Ro* längsverlaufender Schenkel der Oculomotoriuswurzel. *Rp* Raphe im Bereich der Brückenformation. *Sn* Substantia nigra. *Sto* Stratum opticum. *Stri* Stratum intermedium (siehe jedoch p. 813). *Trol* laterale Wurzel des Tractus opticus.

1) Der auf Fig. 9 abgebildete Schnitt gehört dem Objectträger LXXI an.

posterior hinein. Die einzelne Kernzelle misst bis zu 40 μ im grössten Durchmesser, doch finden sich auch zahlreiche erheblich kleinere Elemente.

Sehr eigenartig gestaltet sich der Verlauf der Oculomotoriuswurzel. Die Wurzelfasern sammeln sich nämlich in einem mächtigen Bündel, welches dem Kern medial eingelagert ist (*Ro* der Figur). Dies Bündel zieht nun, durch Zuzug neuer Wurzelfasern mehr und mehr anschwellend, in longitudinaler Richtung proximalwärts weiter. Nach dem Verschwinden des Oculomotoriuskerns ist der Wurzelquerschnitt dem hinteren Längsbündel eingelagert. Die Umbiegung in den Austrittsschenkel erfolgt erst auf Objectträger LXXIX. Von dem Austritt selbst wird später noch die Rede sein. Eine Kreuzung der Wurzelfasern habe ich ebensowenig gefunden wie KÖLLIKER.

Die Vierhügelformation zeigt auf der linken Seite noch die bereits oben beschriebene Schichtung. In der peripherischsten Schicht sieht man links den in der Entstehung begriffenen Vordervierhügelarm (*Bqa*) als ein geschlossenes Bündel, rechts sind seine Fasern bereits ganz zerstreut und in die Tiefe getreten. Das Faserbündel unterhalb des vorderen Vierhügelarms auf der linken Seite der Figur gehört dem Hintervierhügelarm (*Bqp*) an. Der Sulcus interbrachialis ist sehr seicht. Von der ganz oberflächlichen Faserschicht des Hintervierhügelarms sind die mehr im Inneren gelegenen zerstreuten Bündelquerschnitte (*Ll'*) durchaus zu trennen. Diese sind schon lange an dieser Stelle zu finden und daher wohl aus der lateralen Schleife herzuleiten, die ja, wie bekannt, mit dem Rest ihrer Fasern in das Gebiet des vorderen Vierhügels gelangt und sich der medialen Schleife zugesellt. Dabei muss ich allerdings nachtragen, dass auch umgekehrt bei *Echidna* wie bei vielen Säugern die mediale Schleife ein nicht unbeträchtliches Faserbündel in den proximalsten Abschnitten der Hintervierhügelregion der lateralen Schleife zuzuschicken scheint. — Bezüglich des Vordervierhügelarms will ich noch bemerken, dass die geschlossenen Fasern auf der linken Seite grösstentheils aus den medialsten (dorsalsten) Abschnitten des Stratum opticum hervorgegangen sind. Auf der rechten Seite sieht man sehr deutlich, wie zahlreiche tiefe Fasern des Vordervierhügelarms (*Bqa'*) aus den lateralen (ventralen) Abschnitten des Stratum opticum unmittelbar hervorgehen.

Auf der rechten Seite fällt der Schnitt bereits in das Thalamusgebiet. Die Schwierigkeit der Orientirung ist in diesem Gebiet ausserordentlich gross. Ich habe schon bei der makroskopischen Beschreibung (p. 24) auf eine sehr niedrige Schwellung auf der lateralen Fläche des hinteren Vierhügels hingewiesen, welche ihrer Lage nach dem Corpus geniculatum mediale entspreche, die Bestätigung jedoch der mikroskopischen Untersuchung vorbehalten. Ich glaube auf Grund der letzteren nunmehr, dass jene sehr niedrige Schwellung dem Hintervierhügelarm entspricht. Betrachtet man die Anhäufungen grauer Substanz in dieser Region unbefangen, d. h. ohne Rücksicht auf die Weiterentwickelung bei den höheren Säugern, so gelangt man zur Unterscheidung dreier grauer Massen. Die erste ist dem Tractus opticus schon bald nach der Kreuzung aufgebettet, schwillt dann mehr und mehr an und bildet schliesslich einen fast lappenartigen Anhang lateral vom Fuss des Hirnschenkels; medialwärts fliesst sie mit der grauen Masse zusammen, welche hier dorsal vom Hirnschenkelfuss liegt. Diese erste graue Masse ist meines Erachtens mit dem Corpus geniculatum laterale ventrale von KÖLLIKER[1]) [segmento inferior ó menor von RAMÓN Y CAJAL[2])] identisch. Die zweite graue Masse erstreckt sich spinalwärts allmählich als ein dicker

1) Die Angaben KÖLLIKER's beziehen sich namentlich auf das Kaninchen (Gewebelehre, p. 543 ff.), sind aber, wie ich mit MÜNZER und WIENER (Monatsschr. f. Psychiatrie, Bd. XII, p. 241) finde, in vielen Punkten irrig und widerspruchsvoll.

2) Histologia del sist. nervioso de los vertebr., 1899, T. II, p. 658. Später (Estructura del cuerpo geniculado externo in Trabajos del Labor. de invest. biol., 1904, T. III, p. 39) hat ein Schüler RAMÓN Y CAJAL's, FR. TELLO, das Corpus geniculatum laterale dorsale als „nucleo principal", das Corpus geniculatum laterale ventrale als „nucleo pequeño" oder „accesorio" bezeichnet. In seinen Estudios talámicos soll RAMÓN Y CAJAL selbst noch weitere Einzelheiten angegeben haben.

grauer Belag über den lateralen Abschnitt des Pulvinar und hängt, wie eben erwähnt, mit dem Corpus geniculatum laterale ventrale zusammen. Für diese Masse fehlt eine adäquate Bezeichnung. Histologisch scheint sie mit dem Corpus genic. lat. ventr. übereinzustimmen. Auch die Faserverbindungen scheinen wohl im Wesentlichen identisch zu sein. Ich bezeichne diese Masse als Corpus geniculatum laterale zonale s. dorsale[1]). In der Bucht zwischen dem Corpus geniculatum lat. ventrale und dem C. genic. lat. zonale liegt nun eine ausgedehnte rundliche Zellmasse von wesentlich anderem Aufbau. Ich halte diese Masse für das Corpus geniculatum mediale und führe hierfür folgende Gründe an. Das Corpus geniculatum laterale zonale ist auf Fig. 9 rechts mit *Cgld* bezeichnet. Die graue Masse, welche auf Fig. 9 rechts mit *Cglv* bezeichnet ist, stellt den Rest des Corpus geniculatum laterale ventrale dar. Sucht man nun auf den spinalwärts folgenden Schnitten nach dem Corpus geniculatum mediale, so vermisst man es zunächst vollständig. Fragt man, welche graue Masse ihm etwa entsprechen könnte, so wird man für PAL-Präparate folgende diagnostische Merkmale ins Auge fassen müssen: die Verbindung mit der hinteren oder medialen Wurzel des Tractus opticus, die Verbindung mit dem hinteren Vierhügel durch den hinteren Vierhügelarm und schliesslich die schwer nachweisbare Verbindung mit dem Grosshirnmark. Von diesen Merkmalen ist das erste überall da, wo die mediale Wurzel des Tractus opticus von der lateralen scharf getrennt ist, ohne weiteres entscheidend. Bei *Echidna* sind die beiden Wurzeln nicht so scharf getrennt, die hintere überdies relativ verkümmert; daher versagt dies Merkmal bei der Feststellung des medialen Kniehöckers. Aussichtsvoller ist die Verwerthung des zweiten Merkmals. Verfolgt man den hinteren Vierhügelarm, wie er sich auf der linken Seite der Fig. 9 darbietet, cerebralwärts, so ergiebt sich zweifellos, dass er in der auf der Figur mit *Cgm* bezeichneten Masse endigt. Da — allerdings mit nicht ganz so grosser Sicherheit — auch ein hinteres (mediales) Bündel des Tractus opticus sich hierher verfolgen lässt, so stehe ich nicht an, diese graue Masse als Corpus geniculatum mediale zu bezeichnen. Der wesentliche Unterschied in der topographischen Anordnung zwischen *Echidna* und den übrigen Säugern besteht darin, dass das Corpus geniculatum mediale nur mit einem sehr kleinen Abschnitt seiner hinteren Peripherie an der Oberfläche erscheint, im Uebrigen aber ganz von dem Corpus geniculatum laterale zonale und ventrale verdeckt wird. Die beistehende schematische, den Umrissen nach mit der EDINGER'schen Camera gezeichnete Figur veranschaulicht die Lagerungsverhältnisse auf einem Schnitt, welcher in seinem dorsalen Theil etwas weiter spinalwärts liegt als der auf Fig. 9 abgebildete. Die Grenze gegen das Corp. geniculatum laterale zonale s. dorsale ist dorsalwärts ziemlich scharf, da die Zellenlagerung wesentlich verschieden ist. Auch hebt sich die Grenzlinie selbst auf allen Schnitten durch eine leichte, entwickelungsgeschichtlich wohl verständliche Lockerung des Gewebes recht deutlich ab. Medialwärts ist die Grenze nicht scharf. Ungefähr ist sie durch die tiefe Faserung des Vordervierhügelarms (*Bqa'*) gegeben. Die lateralen Theile des C. gen. med. bieten ein eigenthümlich gelatinöses Aussehen. Ob dieser etwa schalenförmig die Hauptmasse desselben umgebende Körper überhaupt zum C. gen. med. gehört, kann ich nicht entscheiden.

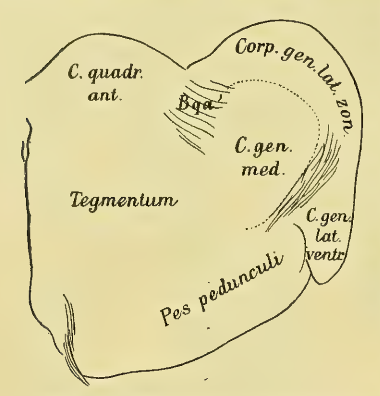


Fig. 10. Schematische Darstellung der Topographie der Kniehöcker bei *Echidna* (zu Grunde gelegt ist d, XXII, 2) *Bqa'* Faserung des Vordervierhügelarms.

---

1) Wie weit dies Corp. genic. lat. zonale mit dem Pulvinar identificirt werden darf, werde ich später erörtern. Ich verwende Pulvinar hier nur als topographischen Terminus für die hinteren lateralen oberen Sehhügelpartien.

Der hintere Vierhügelarm ist auf der rechten Seite der Fig. 9 schon nicht mehr zu sehen. Seine Fasern zerstreuen sich namentlich im ventralen Abschnitt des Corpus geniculatum mediale und gehen für die weitere Verfolgung verloren. Vielleicht enden sie zum Theil im medialen Kniehöcker. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass auch einzelne Fasern ihn lediglich durchsetzen und also ununterbrochen in das Marklager des Grosshirns gelangen.

Die Fasern, welche in zahlreichen dichten Bündeln des Corpus geniculatum mediale dorsomedialwärts eine grössere oder kleinere Strecke durchsetzen und auf Fig. 9 mit *CrCgm* bezeichnet sind, gehören zum grössten Theil, wie die weitere Verfolgung der Serie ergiebt, zur Stabkranzfaserung des Corpus geniculatum mediale, wenden sich also weiterhin dem Hemisphärenmarklager zu.

Ich wende mich nunmehr zur Besprechung der auf Fig. 9 sichtbaren dorsolateralwärts aufsteigenden Faserzüge, und zwar erörtere ich zunächst die Verhältnisse der einem spinaleren Niveau entsprechenden linken Hälfte der Figur. Die mit *Pp* bezeichnete Masse stellt die Faserung des Hirnschenkelfusses dar, welche eben aus der Brückenformation aufsteigt. Die aufsteigende Faserung der medialen Schleife *Lm'* verläuft fast genau in derselben Richtung. Es handelt sich in dieser Ebene übrigens vielleicht noch zum Theil um die oben (p. 811) erwähnten Succursbündel der medialen Schleife zur lateralen Schleife bezw. um Bündel der medialen Schleife, welche dem Weg der lateralen Schleife nachträglich folgen und sich schliesslich doch noch zum Ganglion des hinteren Vierhügels wenden. Andererseits mögen in dem Zug *Lm'* auch einzelne Fasern enthalten sein, welche die laterale Schleife der medialen Schleife zuschickt und welche für das Feld *Ll'* bestimmt sind. Die Grenze gegen die Fussfaserung ist zunächst nur durch eine dünne graue Lamelle gegeben. Von einzelnen Bündeln, die kurz abgeschnitten sind, bleibt es zweifelhaft, ob sie zur medialen Schleife oder zum Hirnschenkelfuss gehören. Medialwärts von der aufsteigenden Faserung der medialen Schleife folgt, in Bündelchen aufgelöst, der noch nicht im Aufsteigen begriffene Rest der medialen Schleife.

Auf der rechten Seite der Figur sind die Verschiebungen bereits erheblich weiter vorgeschritten. Vor allem ist hier bereits die Substantia nigra aufgetreten und damit eine ziemlich scharfe Trennung zwischen Haube und Fuss zu Stande gekommen. Von der lateralen Schleife ist nichts mehr zu sehen. Die Fasern des Hirnschenkelfusses sind längs oder schräg getroffen. Sie lassen sich fast bis zum Tractus opticus verfolgen. Nicht leicht ist die Deutung der mit *Stri* bezeichneten zerstreuten Bündelchen innerhalb der Substantia nigra. In erster Linie wäre vielleicht an das Stratum intermedium pedunculi, also an die lateralen pontinen Bündel SCHLESINGER's (FLECHSIG's Fussschleife) zu denken gewesen. Indes lässt sich ihr Zusammenhang mit der medialen Schleife nicht feststellen. Auch liegen die Bündel oralwärts viel weiter lateral im Fussgebiet als die Fussschleife. Nur der Zusammenhang mit der Faserung des Hirnschenkelfusses ist zweifellos. Ich nehme daher an, dass es sich einfach um die lateralsten Fussbündel handelt, also um Fasern, die etwa der temporalen Brückenbahn der höheren Säuger entsprechen, aber die Substantia nigra durchbrechen. Sie sammeln sich weiterhin in dem Feld *lFb*.

Noch grössere Schwierigkeiten bietet die Deutung des mit *Fc* bezeichneten, scheinbar aus der Substantia nigra dorsolateralwärts ziehenden Faserzugs. Er drängt sich zwischen dem Corpus geniculatum mediale und dem Corpus geniculatum laterale ventrale durch und gelangt zum Corpus geniculatum laterale zonale s. dorsale. Sein erstes Erscheinen fällt auf Objectträger LXIV. Hier könnte es scheinen, als gelangten seine Fasern wenigstens zum Theil nur zum medialen Gebiet des Corpus geniculatum lat. ventr., indes bleibt dies sehr zweifelhaft. Die weitere Verfolgung zeigt, dass schliesslich alle oder fast alle Fasern dieses Zuges ventromedialwärts ziehen und in den medialen Theilen der Substantia nigra in einer später ausführlich zu besprechenden Weise endigen. Ich finde in der anatomischen Literatur keine Angaben über ein ähn-

liches Bündel, werde aber im vergleichenden Theil auf etwa homologe Faserbündel zurückkommen. Wegen seiner charakteristischen Form bezeichne ich es als Kometenbündel, Fasciculus cometes.

Die mit *Lm* bezeichnete mediale Schleife lässt sich ausgezeichnet in ihrem weiteren Verlauf verfolgen. Alle ihre Fasern ziehen dorsalwärts. Die medialen Bündel gelangen in das Stratum lemnisci des vorderen Vierhügel und überkreuzen dabei zu einem grossen Theil die Mittellinie oberhalb des Aquäducts in der Commissur des vorderen Vierhügels (*Ccqa*), die lateralen sammeln sich in dem mit *Lmth* bezeichneten Felde an, woselbst wir sie später cerebralwärts verfolgen werden.

Es bleibt nunmehr noch übrig, die Kreuzungen zu besprechen, welche sich in diesem Niveau in der Raphe abspielen.

Die dorsalste Kreuzung ist die MEYNERT'sche Haubenkreuzung (*M*). Die Verfolgung dieser Fasern in spinaler Richtung ist sehr schwierig. Nichts widerspricht jedoch der Annahme, dass sie wie bei anderen Säugern eine Vierhügelvorderstrangbahn darstellen.

Ventralwärts folgt die Bindarmkreuzung *Bc'*, welche ganz die bekannten Verhältnisse darbietet. Sie zerfällt nicht so deutlich wie bei anderen Säugern in zwei Theile. Hierauf folgt nach einem kreuzungsarmen Zwischenraum das Ganglion interpedunculare (*Gip*), jedoch vorerst noch sehr schwach entwickelt. Die mit *GB* bezeichneten Bündelquerschnitte gehören dem p. 805 bereits erwähnten GANSER'schen Bündel an. Die vereinzelten Querfasern, welche ventral von der Bindearmkreuzung und dorsal vom Ggl. interpedunculare die Mittellinie überschreiten, lassen sich seitlich nicht mit Sicherheit verfolgen. Einige scheinen bis zur Substantia nigra zu gelangen.

Ventral vom Ganglion interpedunculare sieht man auf Fig. 9 ein sehr charakteristisches Bündel, welches mit *Ppr* bezeichnet ist. Die Verfolgung der Serie ergiebt mit Sicherheit, dass es sich um tiefe Fasern des Brückenarms handelt. Auf frontaleren Schnitten verschmelzen sie schliesslich mit den oberflächlichen und mittleren Brückenfasern, caudalwärts nehmen sie ziemlich rasch an Zahl ab. Die relativ faserarme graue Masse, welche ventral von *Ppr* liegt, bezeichne ich als den vorderen tiefen Brückenkern (*Nppra*) und lasse dahingestellt, ob ihm eine besondere Stellung im Brückengrau zukommt. Man kann mit Hülfe dieser Bezeichnung den topographischen Thatbestand auch dahin präcisiren, dass man sagt: die Hauptmasse der Querfasern der Brücke bedeckt den vorderen tiefen Brückenkern nicht nur auf seiner ventralen, sondern auch auf seiner vorderen Fläche und setzt sich dann, spinalwärts umbiegend, sogar noch dorsalwärts von ihm in eine dünne Faserplatte fort. Die Hauptmasse des Nucleus pontis, welche auf den abgebildeten Schnitten schon sehr stark reducirt ist, ist mit *Np* bezeichnet. Bemerkenswerth ist die Ausbildung der Raphe im Bereich der Brückenformation. Im Gebiet des tiefen vorderen Brückenkerns besteht sie aus einem feinen Gewirr von Fasern, während die Fasern ventralwärts sich lockern und zusammen einen spindelförmigen Raum einschliessen. Anhaltspunkte für Verlauf bezw. Bedeutung dieser Fasern habe ich nicht finden können. Die Fasern, welche man auf der linken Seite der Figur schräg dorsolateralwärts aus der Brückenformation aufsteigen sieht, gehören zum Hirnschenkelfuss. Allerdings kann ich mich bei Verfolgung der Serie des Eindrucks nicht erwehren, dass diese dorsalsten Fasern, welche aus der Brückenformation dorsolateralwärts aufsteigen, weiterhin zum Theil auch innerhalb und sogar dorsal von der Substantia nigra verlaufen und somit zum Theil sich der medialen Schleife anschliessen. Es würde sich also gewissermaassen um ein Bündel vom Fuss zur Schleife — im Gegensatz zur Fussschleife und zum SPITZKA'schen Bündel, d. h. dem Bündel von der Schleife zum Fuss — handeln. Da indess die Verfolgung der Fasern in dieser Region mit ungewöhnlichen Schwierigkeiten verknüpft ist, so bin ich weit davon entfernt, einen solchen Verlauf bestimmt behaupten zu wollen. Jedenfalls ist es sehr wahrscheinlich, dass unter den zum Hirnschenkel aufsteigenden Fasern sich auch die Zonalbündel befinden.

Im Hinblick auf das grosse Interesse, welches sich gerade an diese Gehirnregion der Monotremen knüpft, gebe ich in **Fig. 11** noch die Abbildung eines weiteren Schnittes aus dieser Gegend (Objecttr. XXIV, 5; Serie d). Derselbe soll zugleich in die Serie d einführen, welche ich nunmehr der weiteren Besprechung des Faserverlaufs zu Grunde legen will, da mir für diese Serie speciell Photogramme zur Verfügung stehen.

Die Schnittrichtung weicht von derjenigen der Serie a, welcher der auf Fig. 9 abgebildete Schnitt angehörte, nicht unerheblich ab. In den dorsalen Partien liegt der Schnitt in spinaleren, in den ventralen Partien in frontaleren Ebenen. Daher sind dorsal noch die vorderen Vierhügel getroffen, während ventral die Brückenformation bereits ganz verschwunden ist.

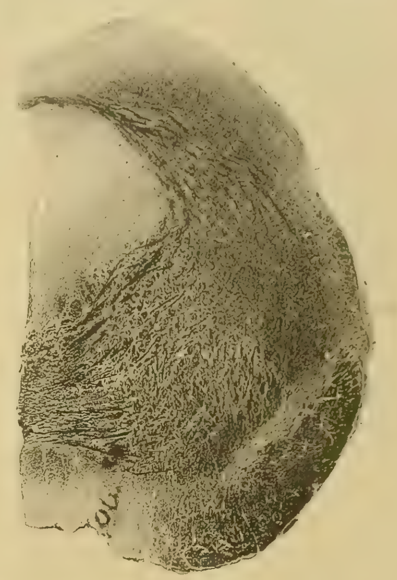


Fig. 11. Querschnitt durch das Vordervierhügelgebiet von *Echidna*. PAL-Färbung. Serie d, Objecttr. XXIV, Schnitt 5.

Die obere Schnitthälfte zeigt daher auch nur die bereits geschilderten Verhältnisse. Die querverlaufenden Fasern im Dach des Aquäducts gehören noch ausschliesslich der Commissur des vorderen Vierhügels an, der Durchbruch der Commissura posterior erfolgt erst auf frontaleren Schnitten (Objecttr. XXII). Die Bogenfasern des tiefen Marks lassen sich, wie oben beschrieben, in die MEYNERT'sche Haubenkreuzung verfolgen. Der Aufbau des Vierhügelgraus verhält sich, wie oben p. 808 beschrieben wurde. Die von den Fasern des tiefen Marks lateralwärts sich abzweigenden Fasern gehören der medialen Schleife an.

Die Mulde am lateralen Rand unterhalb der Vierhügelkuppe entspricht dem Sulcus quadrigeminus transversus, bezw. seiner Fortsetzung, dem Sulcus interbrachialis[1]). Die Fasern, welche oberhalb der Mulde in der Zonalschicht des vorderen Vierhügels verlaufen, sind die ersten Vorläufer des vorderen Vierhügelarms. Allerdings ist nicht ganz ausgeschlossen, dass auch einzelne Fasern der lateralen Wurzel des Tractus opticus direct, d. h. ohne Unterbrechung im Corpus geniculatum laterale, dies vielmehr an seinem hinteren (spinalen) Rand umgehend, in die eben erwähnten zonalen Fasern sich fortsetzen. Es besteht also auch bei *Echidna* — wie bei allen Säugern — der vordere Vierhügelarm sowohl aus Tractusfasern, welche zum vorderen Vierhügel ziehen, wie aus Stabkranzfasern, welche vom vorderen Vierhügel zur Rinde ziehen. Die quergeschnittenen Fasern unterhalb der Mulde sind sicher als hinterer Vierhügelarm aufzufassen.

Medialwärts vom Querschnitt des Hintervierhügelarms liegt die Faserung der medialen Schleife, welche sich längs der Substantia nigra bis fast zum medialen Ende des Pedunculus hinzieht. Nur die dorsalsten Bündelquerschnitte stammen nicht aus der medialen Schleife selbst, sondern werden von dem Rest der lateralen Schleife gebildet, welcher, wie oben erwähnt, nicht zum Ganglion des Hintervierhügels gelangt, sondern sich der medialen Schleife zugesellt (= *Ll'* der Fig. 9; vergl. Text p. 811 und 813).

Das hintere Längsbündel, der Oculomotoriuskern, die MEYNERT'sche Kreuzung und die Bindearmkreuzung zeigen das für Fig. 9 beschriebene Verhalten. Zur Orientirung bemerke ich nur, dass der

1) Bezüglich der Nomenclatur verweise ich auf meine Hirnanatomie, p. 564.

Oculomotoriuskern erst auf Objecttr. XXIII, 4[1]) verschwindet, und dass er spinalwärts bis zu XXV, 5 reicht. Interessant ist die lebhafte Kreuzung zwischen den beiderseitigen Oculomotoriuskernen in deren distalen Abschnitten. Der longitudinale Schenkel der Oculomotoriuswurzel zeigt den oben geschilderten Verlauf. Seine Umbiegung in den Austrittsschenkel beginnt auf Objecttr. XXIII, 6. Das hintere Längsbündel hebt sich auch auf dieser Serie durch seine dunkle Farbe ab. Ventral von ihm liegt ein grösseres fast rechteckiges Querschnittsfeld, welches von den Bündeln der MEYNERT'schen Kreuzung durchzogen wird. Aus der Verfolgung der Serie ergiebt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass dies Querschnittsfeld sich auch aus den Bündeln der MEYNERT'schen Kreuzung erst bildet, also als LÖWENTHAL'sches Bündel zu bezeichnen ist. Es liegt nur etwas mehr medial als bei den übrigen Säugethieren[2]). Offenbar deckt sich das Feld auch mit den von PROBST[3]) beschriebenen Bündeln a und b der Katze und des Hundes; allerdings nimmt PROBST an, dass diese Fasern nur zum Theil die Raphe kreuzen und nur zum Theil in das LÖWENTHAL'sche Bündel (Vierhügelvorderstrangbahn) gelangen. Ich kann auch bei *Echidna* nicht ausschliessen, dass einzelne Fasern des in Rede stehenden Querschnittsfelds aus ungekreuzten MEYNERT'schen Bündeln hervorgehen. Verfolgt man seine Fasern spinalwärts, so sieht man sie zunächst mit dem hinteren Längsbündel brückenwärts ziehen, bis auf Objecttr. XXVII die Fasern sich deutlich ventralwärts wenden. Sie sind mit den p. 804 erwähnten ventralwärts absteigenden Fasern zum Theil identisch. Auf Objecttr. XXVIII sind jedenfalls unmittelbar ventral vom hinteren Längsbündel keine Fasern des LÖWENTHAL'schen Bündels mehr zu finden.

Die Substantia nigra ist auf dem abgebildeten Schnitt noch nicht in voller Ausdehnung getroffen. Ihre Zellen sind relativ, d. h. verglichen mit denjenigen des Menschen, sehr pigmentarm. Innerhalb des Fusses lassen sich histologisch keine bestimmten Felder abgrenzen. Der medialste Theil der Substantia nigra wird von Bündeln durchbrochen, die, wie es scheint, aus der medialen Schleife stammen und in das Fussareal gelangen. Sie scheinen hier wenigstens zum Theil vielleicht in Fasern umzubiegen, welche am ventralen Fussrand lateralwärts ziehen. Ist dies richtig, so handelt es sich vielleicht um das sogenannte Bündel von der Schleife zum Fuss [SPITZKA'sches Bündel][4]).

Zwischen dem Hirnschenkelfuss und dem Ganglion interpedunculare, in welchem man das paarige GANSER'sche Bündel sofort erkennt, liegt ein interessantes graues Gebiet, welches ich als Pedamentum laterale bezeichnet habe[5]). Man findet hier vorläufig nur feine, spärliche, quergetroffene Faserbündelchen in seinem ventrolateralen Theil und ausserdem eine etwas stärkere Faseranhäufung im dorsomedialen Theil. Der letztere ist nicht etwa mit dem Gebiet x, welches ich bei *Pseudochirus* angegeben habe[6]), identisch. Dieser Fasersaum x liegt vielmehr auch bei *Echidna* viel weiter medial, nämlich erst dorsal vom Ggl. interpedunculare und dann im Pedamentum medianum. Auf die Deutung dieser und der angrenzenden Gebiete komme ich unten zurück. Im medialen Theil des Fusses, angrenzend an das Pedamentum laterale, findet sich ein spärliches Maschenwerk grauer Substanz, welches ich als Substantia reticulata medialis pedis bezeichne[7]).

1) Dabei erinnere ich daran, dass die Zählung dieser Serie am Frontalpol des Gehirns mit I, 1 beginnt. Der Trochleariskern reicht spinalwärts bis XXVI, 7.

2) Vergl. z. B. PAVLOW, Un faisceau descendant de la substance réticulaire du mésencéphale. Le Névraxe, 1900, T. I, p. 273, namentlich Fig. 2.

3) Ueber vom Vierhügel, von der Brücke und vom Kleinhirn absteigende Bahnen. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk., 1899, Bd. XV, p. 192, spec. Fig. 1 und 2.

4) An den Tractus peduncularis transversus ist nach dem gauzen Verlauf wohl schwerlich zu denken. Vor allem wäre dieser wohl auch erst in oraleren Ebenen zu suchen.

5) Diese Monographie, Theil 2, Abschn. 1, p. 175 (707).

6) L. c. p. 173 und Fig. 23.

7) In der zweiten Monographie p. 178 habe ich die Bezeichnung Ggl. intrapedunculare vorgezogen. Da die Verhältnisse bei *Echidna* zwingen, eine laterale und mediale Anhäufung grauer Substanz zu unterscheiden, habe ich jetzt die Bezeichnung Substantia reticulata medialis und lateralis pedis gewählt. Siehe unten.

Fig. 12 (Objecttr. XXIII, Schn. 4, Serie d) stellt einen Schnitt dar, der lateralwärts bereits die laterale Wurzel des Tractus opticus erkennen lässt. Der Durchbruch der Commissura posterior ist noch nicht erfolgt. Das mittlere Vierhügelmark giebt noch zahlreiche Fasern zur medialen Schleife ab, während das tiefe Mark schon sehr reducirt ist und nur noch einzelne Bündelchen (*M*) zur MEYNERT'schen Kreuzung schickt. Im medialen dorsalen Bereich des Vierhügels lässt sich das tiefe Mark vom mittleren Mark nicht scharf trennen (*mtVhm*). Das Stratum opticum (*Sto*) ist noch sehr mächtig.

Bei *Lm* + *Ll'* liegt noch immer der zum Vierhügel aufstrebende Theil der medialen Schleife. Das Gesammtareal der medialen Schleife erstreckt sich noch immer bis an die medialen Abschnitte der Substantia nigra. Lateral von *Lm* + *Ll'* findet sich das Feld des Hintervierhügelarms. Es zerfällt hier schon in viele einzelne Bündel, welche durch ansehnliche Massen grauer Substanz getrennt sind. Diese grauen Massen stellen den Beginn des Corpus geniculatum mediale dar. Die schwierige Frage, ob einzelne Fasern der lateralen Schleife selbst (*Ll*) oder ihres der medialen Schleife zugesellten Restes (*Ll'*) direct, d. h. ohne das Ganglion des hinteren Vierhügels passirt zu haben, in den Hintervierhügelarm bezw. das Corpus geniculatum mediale gelangen, lässt sich auch bei *Echidna* nicht bestimmt entscheiden; wahrscheinlich ist ein solcher directer Verlauf nicht.



Fig. 12. Querschnitt durch den Hirnstamm von *Echidna* im Bereich des vorderen Vierhügels. Färbung nach PAL. Serie d, Objecttr. XXIII, Schn. 4. *Flp* hinteres Längsbündel. *Gip* Ganglion interpedunculare. *Lm* + *Ll'* mediale Schleife und Rest der lateralen Schleife. *M* roalste LÖWENTHAL'sche Bündel. *mtVhm* mittleres und tiefes Vierhügelmark. *Pl* Pedamentum laterale. *Pp* Pes pedunculi. *Ro* Oculomotoriuswurzel, eben in den Austrittsschenkel übergehend. *Sto* Stratum opticum des vorderen Vierhügels. *Trol* laterale Wurzel des Tractus opticus, in den Vordervierhügelarm übergehend.

Lateral lagert sich dem Hirnschenkel jetzt bereits das Eintrittsgebiet des Tractus opticus an. Seine Fasern sind in starke graue Massen eingebettet, die dem Corpus geniculatum laterale ventrale (vergl. p. 812) angehören. Die Tractusfasern ziehen in breiten Zügen über die Zellen des C. gen. lat. ventrale hinweg, und die medialsten verschmelzen bereits mit den den vorderen Vierhügel bekleidenden, p. 815 erwähnten zonalen Fasern des Vordervierhügelarms. Wie weit die Fasern des Tractus opticus auf diesem Weg in Ganglienzellen des Corpus geniculatum laterale unterbrochen werden, lässt sich natürlich nicht entscheiden. Fasern, die aus dem Tractus opticus zum Corpus geniculatum mediale ziehen, fehlen hier vollständig. Es handelt sich also hier nur um Fasern der lateralen Tractuswurzel.

Die Substantia nigra hat sich im Vergleich mit Fig. 11 noch wesentlich verbreitert. Bemerkenswerth ist das Feld feiner Fasern, welches in Form eines dreieckigen Zipfels aus dem Schleifengebiet in das Feld der Substantia nigra einspringt. Mit dem Bündel *Stri* der Fig. 9 sind diese Fasern nicht identisch, sie scheinen vielmehr von der Substantia nigra durch das Areal der medialen Schleife dorsalwärts zu ziehen und mit den Schleifenfasern im Bogen zum Grau des vorderen Vierhügels aufzusteigen. BECHTEREW hat solche Fasern ebenfalls beschrieben[1]). Merkwürdig sind — abgesehen von der Substantia reticulata medialis pedis (p. 816) — die Anhäufungen grauer Substanz, welche man im lateralsten Theile des Hirnschenkelfusses

1) Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, Leipzig 1899, Fig. 292 und p. 309.

findet[1]) (Substantia reticulata lateralis pedis). Es muss dahingestellt bleiben, ob sie zur Substantia nigra zu rechnen sind. Sicher ist, dass aus dem Areal des Fusses ziemlich zahlreiche Faserbündelchen in diese graue Substanz abbiegen. Endlich möchte ich die Aufmerksamkeit auf die aus dem Areal des Hirnschenkels in die Substantia nigra versprengten Bündelquerschnitte lenken. Es liegt nahe, wieder an das Stratum intermedium pedunculi zu denken (vergl. p. 813), ich konnte jedoch nicht zu einer bestimmten Idendification gelangen.

Das Pedamentum laterale lässt 3 Fasergebiete erkennen: erstens sehr feine quergeschnittene Fasern in der unmittelbaren Nähe des Hirnschenkelfusses, zweitens feine längsgetroffene Fasern am ventralen Rand und drittens Faseranhäufungen im dorsomedialen Theil, die an die Substantia nigra angrenzen und bereits p. 816 erwähnt wurden.

Die graue Masse der Raphe ist stark verbreitert und von einem dichten Fasergewirr erfüllt. Ventral von dem hinteren Längsbündel findet man netzförmig angeordnet zahlreiche Bündelquerschnitte, deren Herkunft unbekannt ist. Ich bezeichne sie als „medialste Haubenbündel". Das Löwenthal'sche Bündel reicht nicht so weit oralwärts. Ventralwärts von dem medialsten Haubenbündel formirt sich bereits der Pedunculus corporis mamillaris[2]). Medial von letzterem taucht das Meynert'sche Fasciculus retroflexus auf.

Die Bindearmkreuzung ist schon ganz verschwunden. Der rothe Kern ist sehr stark entwickelt. Das Monakow'sche Bündel und die Forel'sche Haubenkreuzung fehlt. Auf manchen Schnitten hat man den Eindruck, als ob aus dem medialsten Abschnitt der medialen Schleife einzelne Faserbündelchen zum rothen Kern zögen. Ueber den letzteren werde ich unten im Zusammenhang berichten.

Fig. 13 (d, Objecttr. XXI, 5) stellt einen Schnitt dar, welcher bereits ganz in das Thalamusgebiet fällt. Der Oculomotoriusaustritt ist inzwischen auf Objecttr. XXII bereits erfolgt.

Die Decke des 3. Ventrikels wird von der Commissura posterior gebildet. Ihre Fasern lassen sich ventrolateralwärts in den Darkschewitsch'schen Kern verfolgen. Dieser hat eine ausserordentlich grosse Ausdehnung und giebt Bogenfasern den Ursprung, welche grösstentheils in das medialste Areal der medialen Schleife übergehen. Probst[3]) scheint bei dem Hund ähnliche Bündel beobachtet zu haben. Da in das medialste Areal der medialen Schleife ziemlich zahlreiche Ganglienzellen eingebettet sind (Nucleus lemnisci medialis), so erscheint nicht ausgeschlossen, dass die in Rede stehenden Schleifenfasern zunächst in diesen Ganglienzellen endigen und erst aus den letzteren die zum Darkschewitsch'schen Kern ziehenden Fasern entspringen. Einzelne Bündel der hinteren Commissur ziehen auch medial vom Darkschewitsch'schen Kern in einem kürzeren Bogen in das mediale Haubengebiet (vergl. p. 810). Eine Verbindung des Darkschewitsch'schen Kerns mit dem hinteren Längsbündel ist nicht sicher nachzuweisen[4]). Allerdings ist letzteres schon stark zusammengeschrumpft, doch könnte diese rasche Reduction wenigstens zum Theil auch erklärt werden durch eine Faserabgabe an die Bündel, welche in dieser Gegend (namentlich auf Objecttr. XXII) aus dem Höhlengrau in ventrolateraler Richtung zum rothen Kern ziehen.

1) Ueber die Beziehung zu Ganser's Ganglion infrapedunculare s. unten.

2) Der Durchbruch des Oculomotorius durch den Pedunc. corp. mamill. erfolgt, wie ich zur Orientirung bemerken will, auf Objecttr. XXII, 4.

3) Arch. f. Psychiatrie, Bd. XXXIII, Heft 1, p. 49ff. und Fig. 3. Auf der letzteren sind die in Frage stehenden Bündel mit s^1 bezeichnet.

4) Die Bezeichnung Nucleus fasciculi longit. post. für den Darkschewitsch'schen Kern halte ich daher auch für unzweckmässig. Die Bezeichnung Nucleus commiss. post. ist hingegen wohl für alle Säuger zutreffend. Bekanntlich hat auch Kölliker (Gewebelehre, p. 443) keine Beziehungen des Darkschewitsch'schen Kerns zum hinteren Längsbündel gefunden.

Die querverlaufenden Fasern, welche man lateral von der hinteren Commissur sieht, gehören dem Vordervierhügelarm an und sind bei Besprechung von Fig. 9 schon ausreichend behandelt worden. Das Stratum opticum des vorderen Vierhügels war auf den unmittelbar vorhergehenden Schnitten noch durch einige Bündelchen vertreten. Man hat sehr gut verfolgen können, wie es sich allmählich durch Faserabgabe an den Vordervierhügelarm erschöpft.

Die Abgrenzung der seitlichen Ganglien im Thalamusgebiet ist mit den p. 811 ff. bereits genügend erörterten Schwierigkeiten verknüpft. Die Deutung ergiebt sich aus den Figurenbezeichnungen zu Fig. 9 ohne weiteres. Auch hier ergiebt sich die Unterscheidung dreier grauer Massen, des Corpus geniculatum mediale, des Corpus geniculatum laterale dorsale s. zonale und des Corpus geniculatum laterale ventrale. Ich möchte nur noch bemerken, dass das Corpus geniculatum mediale aussen noch immer von einer Schale gelatinös aussehender Substanz umgeben ist. Ob dieser „schalenförmige Körper" überhaupt zum Corpus geniculatum mediale zu rechnen ist, mag dahingestellt bleiben (vergl. p. 812). Das Corpus geniculatum laterale ventrale hängt, wie oben schon beschrieben, continuirlich mit der Substantia nigra[1]) zusammen. Die leicht geschwungenen Fasern, welche das Corpus geniculatum mediale durchziehen, gehören grösstentheils der Stabkranzfaserung dieses Ganglions an. Das Corpus geniculatum laterale dorsale kann rein topographisch auch als Pulvinar bezeichnet werden.

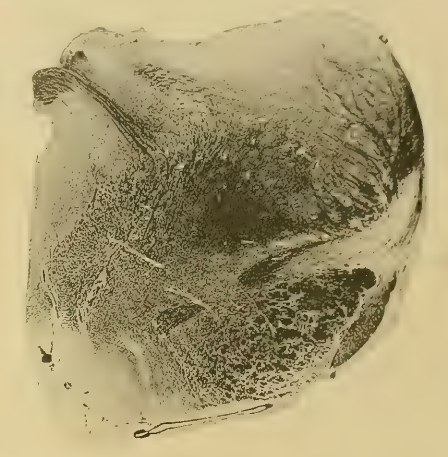


Fig. 13. Querschnitt durch das hintere Thalamusgebiet von *Echidna*. Serie d, Objecttr. XXI, Schn. 5. PAL-Färbung.

Als Rest der medialen Schleife ist die sogenannte Sehhügelschleife an der auf Fig. 9 angegebenen Stelle zu finden. Im Bereich des rothen Kerns sammelt sich allmählich eine vorläufig noch sehr zerstreute Fasermasse an (s. unten). Der Fasciculus retroflexus hat die bekannte Lage. Er ist inzwischen zum Theil durch das Feld des Pedunculus corporis mamillaris hindurchgetreten und liegt jetzt im Wesentlichen lateral von ihm.

Im Bereich der Substantia nigra fallen zwei Bündel auf, ein kometenschweifähnliches laterales und ein mehr dreieckiges mediales. Das erstere ist mit dem Kometenbündel *Fc* der Fig. 9 identisch (vergl. p. 814). Es lässt sich auch an dieser Serie mit aller Sicherheit demonstriren, dass es dorsolateralwärts in das Corpus geniculatum laterale dorsale, und zwar namentlich, aber nicht ausschliesslich in seine oberflächlichste Schicht, gelangt. Einzelne Fasern scheinen auch an der Grenze von Corpus geniculatum laterale dorsale und Corpus geniculatum mediale in das Innere einzudringen und zum Vordervierhügelarm zu gelangen. Der weitere Verlauf im Sehhügelgebiet wird unten beschrieben werden. In der entgegengesetzten Richtung ziehen die Fasern des Kometenbündels mehr und mehr ventromedialwärts und verlieren sich schliesslich theils in den dorsalen Abschnitten des medialen Theils der Substantia nigra, theils in dem oben an zweiter Stelle genannten dreieckigen Bündel. Das letztere, welches ich kurz als F a s c i c u l u s t r i q u e t e r bezeichne, zeigt ein höchst merkwürdiges Verhalten. Es taucht zuerst auf Objecttr. XXII, 7 oder 8 auf,

1) Es handelt sich nicht etwa bereits um den LUYS'schen Kern.

und zwar im medialsten Theil der Substantia nigra, zwischen Pedamentum laterale und Nucleus ruber. Es nimmt dann rasch an Mächtigkeit zu. Seine grösste Ausdehnung erlangt es auf Objecttr. XXI, 2, also etwas oralwärts von dem auf Fig. 13 abgebildeten Schnitt. Seine Entbündelung beginnt schon auf Objecttr. XXI, 4. Sie vollzieht sich in der Weise, dass compacte, fast an Wurzelfäden erinnernde Bündelchen sich in ventraler Richtung ablösen und in den ventralsten Theil des Pedamentum laterale oder den medialsten Theil des Pes pedunculi hinabziehen. Einzelne dieser Bündelchen gelangen bis hart an den ventralen Rand des Schnittes. Sie scheinen in den hier gelegenen grauen Massen zu endigen. Oberflächlich betrachtet, erinnern sie etwas an die von KÖLLIKER[1]) beschriebenen Nebenbündel des Tractus peduncularis transversus, haben jedoch thatsächlich mit dem Tractus peduncularis transversus kaum etwas zu thun; wenigstens konnte ich mich von einem weiteren Verlauf über die ventrale Fläche des Hirnschenkels nicht sicher überzeugen. Die beistehende **Fig. 14** (Objecttr. XXI, 1) zeigt das Kometenbündel und das dreieckige Bündel in Berührung mit einander. Ein aus dem letzteren entspringendes, aber schon losgelöstes, dorsoventral verlaufendes Bündelchen ist an der Grenze des Pedamentum laterale und des Pes pedunculi zu sehen. Beziehungen des Kometenbündels zum rothen Kern sind sehr zweifelhaft. Mit dem Feld *H* von FOREL hat es jedenfalls nichts zu thun. Das dreieckige Bündel ist auch durch seine eigenartige Tinction bemerkenswerth. Sein Querschnitt erscheint nämlich aschgrau, zum Theil mit einem Stich in das Gelbliche oder Bräunliche, und enthält kleinere dunklere Bündelquerschnitte.

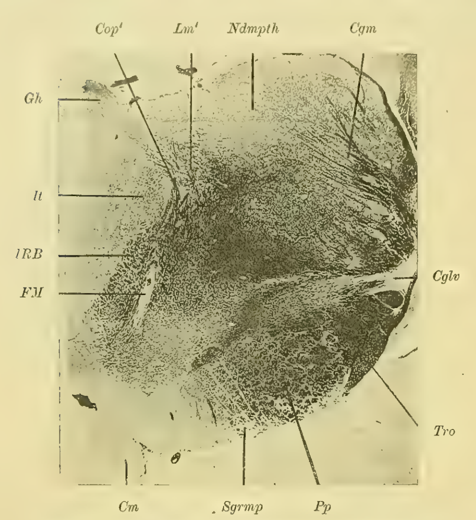


Fig. 14. Querschnitt durch die hintere Sehhügelgegend von *Echidna*. Serie d, Objecttr. XXI, Schn. 1. PAL'sche Färbung. Vergr. ca. $8^1/_2$: 1. *Cglv* Rest des Corpus geniculatum laterale ventrale. *Cgm* Corpus geniculatum mediale. *Cm* Corpus mamillare. *Co* Conarium. *Cop'* Bogenfasern, die aus der Commissura posterior stammen. *FM* Fasciculus retroflexus. *Gh* Ganglion habenulae. *lt* siehe Text, p. 821. *Lm'* aufsteigende Bündelchen der medialen Schleife. *lRB* laterale Randbündel des Höhlenraugs. *Ndmpth* Nucleus dorsomedialis posterior thalami. *Pp* Pes pedunculi. *Sgrmp* Substantia grisea medialis pedis pedunculi. *Tro* Tractus opticus.

Ich kehre nunmehr zuerst wieder zur Beschreibung von Fig. 13 zurück. Im Hirnschenkelfuss fällt auf, dass die medialen drei Fünftel von einem Maschenwerk grauer Substanz durchsetzt sind, während die lateralen zwei Fünftel eines solchen Maschenwerks jetzt fast ganz entbehren. Auf Fig. 12 war das Verhältnis noch umgekehrt. Das mediale graue Maschenwerk verdichtet sich gegen den ventralen Rand und gegen das Pedamentum laterale hin immer mehr. Ich bezeichne das gesammte graue Netzwerk, welches man oft auch schlechthin als Kern des Fusses bezeichnet hat, als Substantia reticulata medialis pedis (vergl. p. 816 und 817). In ihren Maschen verlaufen zahlreiche Fasern von der Substantia nigra her in das Fussgebiet. Ich habe früher dieselbe graue Masse bei ***Pseudochirus*** als Ganglion intrapedunculare bezeichnet[2]); ich halte es jetzt für zweckmässiger, von einer Substantia reticulata medialis pedis im Gegensatz zu der p. 818 erwähnten S. reticulata lateralis pedis zu sprechen. Die basale Verdichtung der Subst. reticulata medialis entspricht wahrscheinlich dem Ganglion infrapedunculare, welches GANSER[3]) bei dem Maulwurf beschrieben hat.

1) Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. II, 1, 1893, p. 606 u. Fig. 707. Uebrigens scheint mir noch nicht ganz sichergestellt, dass diese KÖLLIKER'schen Nebenbündel wirklich zum Tractus peduncularis transversus gehören.
2) L. c. p. 178. Daselbst ist Z. 16 von unten infrapedunculare statt intrapedunculare zu lesen.
3) Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 602 u. Figg. 2, 5, 20, 24—26.

Das Pedamentum laterale selbst zeigt keine wesentlichen Veränderungen. An Stelle des Ganglion interpedunculare ist das Pedamentum medianum getreten, welches im Wesentlichen der Substantia perforata posterior entspricht[1]). Die p. 818 oben erwähnten netzförmig angeordneten „medialsten Haubenbündel" unterhalb des sehr stark zusammengeschrumpften hinteren Längsbündels liegen medial vom Fasciculus retroflexus. Sie lassen sich hier vom Pedunculus corporis mamillaris nicht sicher abgrenzen. Die ventrolateral an das Höhlengrau angrenzenden Bündelquerschnitte, welche ich als laterale Randbündel des Höhlengraus bezeichne, nehmen an der Reduction des hinteren Längsbündels nicht oder nur in sehr geringem Maasse theil. Der ventromediale Theil des Höhlengraus enthält ziemlich viel Ganglienzellen, aus denen zahlreiche Fasern ventralwärts zur Haube und zum Theil auch zur Raphe ziehen.

Ueber **Fig. 14** ist noch Folgendes zu bemerken. Aus dem Tractus opticus (*Tro*) sieht man einzelne Fasern auch im Bogen in den Hirnschenkel eintreten. Es kann sich dabei entweder um die STILLING'schen Fasern zum Corpus Luysii[2]) oder um das Hemisphärenbündel GUDDEN's (Stiel des lateralen Kniehöckers von GANSER) handeln. Medial vom Pedamentum laterale ist eben das Corpus mamillare (*Cm*) angeschnitten. Der Fasciculus retroflexus (*FM*) ist bereits höher emporgestiegen, so dass seine Fasern sich zum Theil bereits mit den aus der Commissura posterior absteigenden Bogenfasern (vergl. p. 818) mischen. Das Feld des Pedunculus corporis mamillaris ist jetzt schon erheblich schärfer abgegrenzt. Es liegt jetzt unmittelbar medial von der Substantia nigra. Die „medialsten Haubenbündel" in der Nähe der Raphe und die lateralen Randbündel des Höhlengraus sind fast unverändert geblieben. Im lateralen Winkel des Höhlengraus (bei *lt*) finden sich jetzt dicht gedrängte Ganglienzellen, zum Theil von ansehnlicher Grösse, und zahlreiche Radiärfasern strahlen hier aus dem Höhlengrau aus.

An Stelle der Commissura posterior ist bereits das Ganglion habenulae und die Commissura habenularis getreten. Lateral vom Ggl. habenulae folgt der Nucleus dorsomedialis posterior thalami und dann das Corpus geniculatum laterale dorsale s. zonale. Auf die Identification der Thalmuskerne komme ich übrigens bei Besprechung der folgenden Figur zurück.

Die dunkle central gelegene Fasermasse in der Mitte des Schnitts ist sehr schwer zu analysiren. Ich will sie kurz mit *C* bezeichnen. Grösstentheils handelt es sich um Fasern der Sehhügelschleife, doch beginnt sich hier auch bereits die Faserung des rothen Kerns (s. unten) zu formiren.

Keine bestimmte Deutung vermag ich für das Bündel längsverlaufender Fasern zu geben, welche im lateralsten Theil der Substantia nigra bezw. des Kerns φ (s. unten) auftauchen. Am wahrscheinlichsten ist mir, dass es sich um ventrale Nachzügler des Kometenbündels *Fc* handelt. Ich bezeichne es als *Fc'*.

Fig. 15 (Objecttr. XX, 4) zeigt namentlich insofern eine wesentliche Umgestaltung, als der Hirnstamm sich mit dem Hemisphärenmark verbunden hat.

Die Abgrenzung der Thalamusganglien stösst hier auf neue Schwierigkeiten. Die laterale dorsale Wölbung des Thalamus wird noch immer von dem Corpus geniculatum laterale dorsale gebildet. Die medial von diesem gelegene, bis zum Ggl. habenulae reichende graue Masse ist nichts weniger als scharf abgegrenzt. Sie ist nur dadurch einigermaassen charakterisirt, dass erstens die groben Projectionsfaserbündel nicht bis hierher gelangen, und dass zweitens das feine Faserwerk viel weniger dicht ist als namentlich in dem ventral benachbarten Nucleus lateralis. Sowohl auf Grund dieser beiden Merkmale wie auch auf Grund der Lage scheint es mir zulässig, von einem besonderen Thalamuskern zu reden. Wahr-

1) Vergl. diese Monographie, Theil 2, Abschn. 1, p. 175.
2) Med. Centralbl., 1878, No. 22, p. 385, und Untersuchungen über den Bau der optischen Centralorgane, 1882, Theil 1, p. 67 ff.

scheinlich deckt er sich mit dem Kern des Kaninchens, den KÖLLIKER [1]) als *hl* [nach NISSL [2])] oder als Nucleus dorsalis bezeichnet hat. Beide Bezeichnungen halte ich für sehr unglücklich. Die Bezeichnung *hl* (hinterer lateraler Kern) berücksichtigt die mediale Lage nicht, und die Bezeichnung Nucleus dorsalis (= N. dorsalis magnus s. N. anterior) sollte für den Ursprungskern des VICQ D'AZYR'schen Bündels, wie auch KÖLLIKER betont, reservirt werden; die in Rede stehende graue Masse hat aber weder bei *Echidna* noch bei dem Kaninchen etwas mit dem VICQ D'AZYR'schen Bündel zu thun. Am wenigsten würde etwa die Bezeichnung Nucleus dorsomedialis posterior präjudiciren, da sie rein topographisch ist. Die von MÜNZER und WIENER bei dem Kaninchen vorgeschlagene Bezeichnung „hinterer Kern", welche auch NISSL später gewählt zu haben scheint [3]), scheint mir terminologisch zu weit.

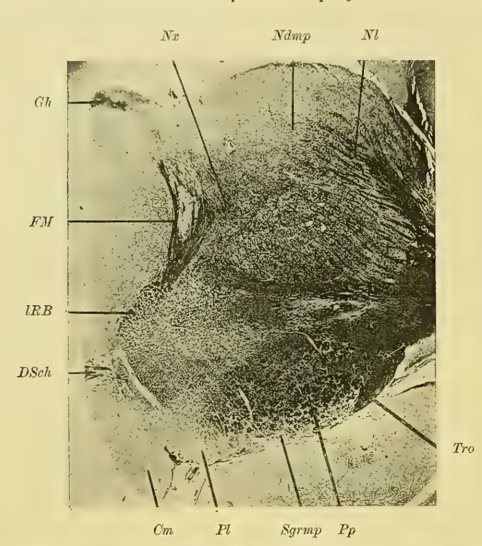


Fig. 15. Querschnitt durch die Sehhügelgegend von *Echidna*. Serie d, Objecttr. XX, Schn. 4. PAL'sche Färbung. *Cm* Corpus mamillare. *DSch* SCHNOPFHAGENsche Kreuzung (GANSER's Decussatio subthalamica posterior). *FM* Fasciculus retroflexus. *Gh* Ganglion habenulae. *lRB* laterale Randbündel des Höhlengraus. *Ndmp* Nucleus dorso-medialis posterior thalami. *Nl* Nucleus lateralis thalami. *Nx* siehe Text p. 822. *Pl* Pedamentum laterale. *Pp* Pes pedunculi. *Sgrmp* Substantia grisea medialis pedis. *Tro* Tractus opticus.

Das übrig bleibende Gebiet des Thalamus zerfällt noch in zwei graue Massen: einen lateralen, durch helle Farbe ausgezeichneten, etwa halbmondförmigen Streifen und eine rundliche, durch dichtes Faserwerk ausgezeichnete Region. Der halbmondförmige Streifen ist noch immer der p. 812 u. 819 erwähnte schalenförmige Körper, die centrale bezw. mediale Masse ist jetzt nicht mehr das Corpus geniculatum mediale, sondern der Nucleus lateralis thalami. Die Substitution des ersteren durch den letzteren ist im Lauf des letzten Objectträgers ganz allmählich erfolgt. Das Feld der Sehhügelschleife hat sich ebenso allmählich in den Nucleus lateralis thalami aufgelöst. Zellanhäufungen, welche dem ventralen Thalamuskern des Kaninchens entsprechen, habe ich nicht gefunden. Eine besondere Stellung scheint hingegen noch das auf Fig. 15 mit *Nx* bezeichnete Gebiet einzunehmen. Es taucht zuerst lateral vom DARKSCHEWITSCH'schen Kern auf und scheint oralwärts ziemlich zahlreiche Fasern zum Ganglion habenulae zu schicken. Definitiv glaube ich damit die Frage der Sehhügelkerne bei *Echidna* nicht gelöst zu haben. Im vergleichend-anatomischen Theil komme ich auf manche Schwierigkeiten und Zweifel noch eingehend zurück. Vorläufig erinnere ich nur daran, dass GANSER [4]) für den Maulwurf einen allmählichen Uebergang seines „hinteren" Thalamuskerns in das Corpus geniculatum internum annimmt.

Kaum geringer sind die Schwierigkeiten bei der Abgrenzung des Corpus Luysii von der Substantia nigra. Da die Zellen der letzteren nicht wie bei dem Menschen durch Pigmentreichthum kenntlich sind, und da die Faserverbindungen weder für das erstere noch für die letztere mit ausreichender Sicherheit bekannt sind, so schwebt die Unterscheidung fast ganz in der Luft. Bekanntlich ist denn auch das Vorkommen eines Corpus Luysii bei den niederen Säugethieren sehr verschieden beurtheilt worden.

---

1) Gewebelehre, p. 543, Fig. 661.

2) Die NISSL'sche Beschreibung (Tagebl. d. Naturforschervers. zu Heidelberg, 1889, p. 509—511) ist in Ermangelung von Abbildungen kaum verständlich.

3) KÖLLIKER (Gewebelehre, p. 542) theilt eine dahin gehende schriftliche Aeusserung NISSL's mit.

4) Morph. Jahrb., Bd. VII.

Forel[1]) giebt z. B. an, dass der Hund und das Kaninchen und alle anderen von ihm untersuchten Säugethieren keinen begrenzten Luys'schen Körper haben, während Ganser für den Maulwurf ein solches Gebilde ausführlich beschreibt. Auf meinen *Echidna*-Serien finde ich Folgendes. Bis zu Objectträger XXII einschliesslich ist sicher nur die Substantia nigra vorhanden. Man sieht nur, dass von dem Corpus geniculatum laterale ventrale aus ein kleiner Zipfel den Hirnschenkelfuss leicht bogenförmig umgreift. Dieser Zipfel vergrössert sich nun rasch. Er fällt durch seine fast weisse Farbe auf Pal-Schnitten auf, doch sieht man in ihm bei stärkerer Vergrösserung ziemlich zahlreiche längsgetroffene, schräg ventromedial ziehende Fasern. Das Kometenbündel liegt jetzt zwischen dem schalenförmigen Thalamuskern und dem Kern φ, wie ich ihn kurz nenne. Auf Fig. 13 (XXI, 5) reicht der Kern φ medialwärts schon fast bis zur Fussmitte. Er scheint das Kometenbündel gewissermaassen vor sich her zu schieben. In seinem medialen Abschnitt treten jetzt auch zahlreichere quergetroffene Nervenfasern auf. Man könnte allerdings zweifeln, ob dieser mediale Abschnitt nicht doch noch zur Substantia nigra gehört. Auf Fig. 14 (XXI, 1) hat sich das zweifelhafte Feld noch weiter ausgedehnt. Ausserdem tritt innerhalb des Kerns φ jetzt das p. 821 erwähnte Bündel *Fc'* auf. Ferner ist noch ein Streifen grauer Substanz hinzugekommen, der fast genau horizontal unterhalb der ventralen Fasermasse der Haube verläuft. Nach seiner Lage könnte man wohl daran denken, ihn mit dem ventralen Gitterkern des Kaninchens zu vergleichen[2]), doch ist der Aufbau wesentlich verschieden. Ich bezeichne ihn mit dem Buchstaben χ. Auf Fig. 15 (XX, 4) ist der letztgenannte Kern schon stark medialwärts verschoben und sehr zusammengeschrumpft. Die Substantia nigra ist auf ihren medialen Kopf reducirt. Ausserdem rechne ich das Gebiet zu ihr, in dem sich der Haupttheil des Kometenbündels aufgelöst hat. Was lateral von diesem Gebiet liegt, gehört wohl ganz zu dem Kern φ, dessen Verbindung mit dem Corpus geniculatum laterale jetzt durch die aufsteigenden Fussfasern ganz unterbrochen ist. Auf den folgenden Schnitten verkleinert sich die Substantia nigra noch weiter. Auf XIX, 8 tritt ein äusserst heller, etwa linsenförmiger Kern oberhalb des medialen Fussabschnitts auf. Ich bezeichne ihn als φ'. Dieser wächst rasch, während sowohl die Substantia nigra wie der Kern φ fast verschwinden. Auf XIX, 3 **(Fig. 16)** hat der Kern φ' fast den Höhepunkt seiner Entwickelung erreicht. Mit XVIII, 3 nimmt er schon deutlich ab. Es frägt sich nun, ob dieser Kern φ' oder der Kern φ dem Corpus Luysii entspricht. Ich nehme an, dass im Wesentlichen die letztere Alternative zutrifft. Namentlich ist die allmähliche Einschiebung von der lateralen Seite her, wie sie eben für φ nachgewiesen worden ist, auch für den Luys'schen

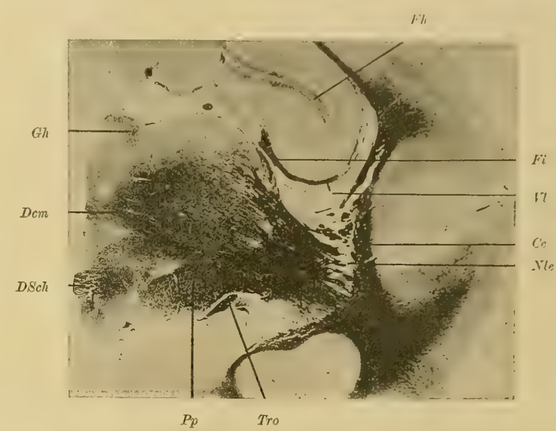


Fig. 16. Querschnitt durch die Sehhügelgegend von *Echidna*. Serie d, Objecttr. XIX, Schn. 2. Pal'sche Färbung. Vergr. $4^1/_2$: 1. *Cc* Capsula externa. *Dcm* Decussatio commissurae mediae. *DSch* Schnopfhagen'sche Kreuzung (Decussatio subthalamica posterior von Ganser). *Fi* Fimbria, in den Alveus übergehend. *Fh* Fissura hippocampi, zum Theil obliterirt. *Gh* Ganglion habenulae. *Nle* Nucleus lenticularis. *Pp* Pes pedunculi. *Tro* Tractus opticus. *Vl* Ventriculus lateralis.

1) Arch. f. Psychiatrie, Bd. VII, p. 474.
2) Auch die Deutung als „foco de la zona incerta" von Ramón y Cajal (Textura del sist. nerv., 1904, p. 719, Fig. 613 u. 614) käme in Betracht.

Körper charakteristisch. Der Reichthum an Gefässen, welcher bei φ auffällt, ist ebenfalls mehrfach als charakteristisches Merkmal des LUYS'schen Körpers hervorgehoben worden. Der Kern φ' müsste dann als ein Nebenkern des LUYS'schen Körpers gedeutet worden. Mit dem Fasciculus triqueter, der schon längst verschwunden ist, hat er sicher nichts zu thun. Zeitweise dachte ich an eine Homologie mit dem Nucleus tractus peduncularis transversi, wie ich ihn bei *Pseudochirus* beschrieben habe (l. c. p. 709 u. Fig. 25). In der That treten aus dem Kern φ' an seiner Ventralfläche einzelne zerstreute Bündelchen heraus, welche den Fuss in fast senkrechter Richtung durchsetzen und bis zur Basalfläche des Fusses gelangen. Man hat nun zwar den Eindruck, dass sie hier in der stark verdichteten Substantia reticulata medialis pedis enden; da indes auf der Basalfläche auch vereinzelte Zonalbündelchen lateralwärts verlaufen, so wäre nicht ganz ausgeschlossen, dass die aus φ' entspringenden Bündelchen, an der Basalfläche angekommen, auf der Oberfläche des Fusses lateral verlaufen und somit den Lauf des Tractus peduncularis transversus einschlagen. Wir hätten dann bei *Echidna* keinen compacten, sondern einen zerstreuten Tractus ped. transv. Ich muss diese Möglichkeit in der That zugeben, möchte jedoch hervorheben, dass jedenfalls auch zahlreiche Fasern aus dem medialen Pol des Kerns φ' sich gegen das Corpus mamillare hin entbündeln.

Nach dieser etwas vorgreifenden Abschweifung kehre ich zu Fig. 15 zurück und wende mich zu der ebenfalls äusserst schwierigen Frage nach dem Verhalten des Nucleus ruber. Nach Vollendung der Bindearmkreuzung sucht man vergeblich eine geschlossene graue Masse etwa entsprechend dem rothen Kern der Primaten. Schon FOREL[1]) hat für den Hund angegeben, dass der rothe Kern nicht scharf abgegrenzt ist. Bei den Nagern und bei dem Maulwurf vermochte FOREL den Bindearm oberhalb seiner Kreuzung überhaupt nicht zu verfolgen. So ist denn auch bei *Echidna* der rothe Kern nur durch sehr zerstreute Zellen vertreten. Von der Bindearmkreuzung ist schon auf Fig. 12 (XXIII, 4) fast nichts mehr zu sehen. Dorsal von dem medialen Abschnitt der medialen Schleife finden sich hier bereits ziemlich zahlreiche, zerstreute, grosse Ganglienzellen, zwischen welchen Fasern zerstreut liegen. Auf Fig. 12 hebt sich dies Gebiet durch dunklere Farbe ab. Ganglienzellen von 30 μ längstem Durchmesser sind hier nicht selten. Die Abgrenzung ist namentlich nach der ventralen Seite nicht scharf. Hier hängt nämlich das Maschenwerk des rothen Kerns unmittelbar mit dem Maschenwerk zusammen, von welchem die mediale Schleife durchsetzt wird. Die Ganglienzellen dieses „Kerns der medialen Schleife", wie ich das letztgenannte Maschenwerk mit aller Reserve nennen will, ähneln den Ganglienzellen des rothen Kerns in hohen Maasse. Auf Objecttr. XXII verwischen sich die Grenzen des rothen Kerns auch nach den anderen Seiten immer mehr. Auf Fig. 13 (XXI, 5) ist das Gebiet des rothen Kerns eben noch zu erkennen. Es liegt hier dorsolateral von dem MEYNERT'schen Fasciculus retroflexus. Die ventrolaterale Kuppe des rothen Kerns wird von den zum Sehhügel aufsteigenden Fasern der medialen Schleife, sein übriges Areal von Fasern aus der hinteren Commissur und aus dem DARKSCHEWITSCH'schen Kern durchsetzt. Wie weit solche Fasern etwa auch mit den Ganglienzellen des rothen Kerns in Verbindung treten, lässt sich nicht entscheiden. Unwahrscheinlich ist ein solches Verhalten jedenfalls nicht, da in das Gebiet des rothen Kerns von der dorsolateralen Seite erheblich mehr Fasern eintreten, als auf der medialen Seite austreten. Eine stärkere Faserabgabe aus dem rothen Kern zu dem aus den Schleifenfasern hervorgehenden centralen Faserfeld C (vergl. p. 821) ist nicht nachzuweisen. Auf Fig. 14 (XXI, 1) liegt das Feld des rothen Kerns direct lateral vom Fasciculus retroflexus und ventromedial von dem Feld C, welches sich jetzt als ein langgestreckter Querstreifen darstellt. Hier hat man eher den Eindruck, als ob einzelne Fasern sich zu dem letzteren abzweigten. Die Ganglienzellen des rothen Kerns sind bereits kleiner an Zahl. Von einer scharfen Abgrenzung kann noch weniger als früher die Rede sein. Auf Fig. 15 (XX, 4) erkennt man bei stärkerer Vergrösserung, dass

1) Arch. f. Psychiatrie, Bd. VII, p. 428.

zahlreiche feine Fasern aus dem rothen Kern lateralwärts und zugleich leicht dorsalwärts ziehen. Viele gelangen zweifellos in die seitlichen Thalamustheile. Ein geschlossener Faserzug — im Sinn des H^1-Feldes FOREL's — fehlt ganz und gar. Kleine Faserbündel scheinen aus dem Gebiet des rothen Kerns auch dorsal bezw. leicht dorsolateral gegen die medialen dorsalen Thalamustheile zu ziehen. Endlich ziehen sicher auch ziemlich zahlreiche Fasern rein lateral gegen den Kern φ hin, doch kommt auch hier keine compacte Faserschicht (im Sinne des H^2-Feldes FOREL's) zu Stande. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass hier auch ein Zusammenhang mit dem Kometenbündel besteht, welches als dunkles Feld unterhalb des Querstreifens C liegt.

Die medialsten Haubenbündel und die lateralen Randbündel des Höhlengraus sind fast unverändert. Die Fasern des Pedunculus corporis mamillaris senken sich bereits medial vom Pedamentum laterale zum Corpus mamillare herab. Das auf der Figur längsgetroffene breite Gefäss liegt mitten im Areal des Pedunculus corp. mamillaris. Bezüglich des Zusammenhangs des letzteren mit dem Nucleus tegmenti profundus verweise ich auf p. 806. Etwa in der Höhe des Pedunculus corporis mamillaris findet sich auf Fig. 15 eine breite Commissur. Es könnte sich entweder um die FOREL'sche ventrale Haubenkreuzung oder um die SCHNOPFHAGEN'sche Kreuzung [GANSER's Decussatio subthalamica posterior[1])] handeln. Da die erstere bei allen Säugern viel weiter spinal (im Austrittsgebiet des N. oculomotorius) liegt[2]), so ist die in Rede stehende Commissur wohl sicher als SCHNOPFHAGEN'sche Kreuzung[3]) aufzufassen. Ihr ventraler Theil wäre somit auch als Commissura supramamillaris zu bezeichnen. Der Verlauf dieser Fasern ist nur sehr schwer zu bestimmen. Die ventralen Fasern biegen jedenfalls zum Corpus mamillare und zwar speciell zum Fornixquerschnitt ab, die dorsalen gehen in Bogenfasern und wohl auch Längsfasern der Haube über. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, wird sogar durch viele Bilder nahegelegt, dass die ventralen Fasern mit den dorsalen identisch, d. h. ihre Fortsetzungen sind. Immerhin erscheint es mir nicht wahrscheinlich, dass alle Fasern der SCHNOPFHAGEN'schen Kreuzung aus dem Fornixquerschnitt stammen. Beziehungen zum LUYS'schen Körper und zum Kometenbündel sind nicht ausgeschlossen, aber nicht sicher nachweisbar.

Die Deutung von **Fig. 16** bietet nach den vorausgegangenen Erörterungen keine weiteren Schwierigkeiten. Die SCHNOPFHAGEN'sche Kreuzung ist noch viel mächtiger geworden. Im Bereich des Ggl. mamillare mediale taucht bereits der Fasciculus princeps auf. Das dunkle Feld lateral von der SCHNOPFHAGEN'schen Kreuzung entspricht zum grössten Theil den medialsten Haubenbündeln (vergl. p. 818 u. 821). Der Pedunculus corporis mamillaris hat sich in diesem Niveau schon fast ganz im Ganglion mamillare laterale verloren. Im Bereich des Corpus mamillare, und zwar des Ggl. laterale, sind bereits die rundlichen Bündelquerschnitte des Fornix aufgetreten. Ausserdem sieht man schon die aus dem Fasciculus princeps hervorgehenden Faserbüschel des Fasciculus tegmentomamillaris (GUDDEN'sches Bündel), welche dorsolateralwärts zur Haube ziehen und sich hier zerstreuen.

Oberhalb der SCHNOPFHAGEN'schen Kreuzung ist bereits die Commissura media angeschnitten. In ihr verläuft eine Faserkreuzung, welche ich auch bei *Pseudochirus* bereits gefunden habe und auch RAMÓN Y CAJAL bei der Ratte abgebildet hat[4]). Ausdrücklich hebe ich hervor, dass die mittlere Commissur im Wesentlichen oberhalb des Niveaus des ehemaligen Aquäductbodens durchbricht. Die soeben erwähnte

---

1) Die erste Abbildung dieser Decussatio sub- oder hypothalamica posterior hat FOREL 1872 in seiner Dissertation gegeben (Fig. 8), die erste Beschreibung stammt von SCHNOPFHAGEN (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 1877). Ich schlage daher vor, sie nach ihm zu benennen. Die GANSER'sche Bezeichnung „Decussatio subthalamica posterior" (Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 689) führt fortgesetzt zu Missverständnissen.

2) Aus demselben Grunde kann es sich wohl auch nicht um die von HATSCHEK beschriebene „ventrale Haubencommissur" handeln (OBERSTEINER's Arbeiten, 1904, Bd. XI, p. 128).

3) Auf die fälschliche Anwendung dieses Namens bei PRIBYTKOW und DARKSCHEWITSCH hat schon PROBST hingewiesen (Jahrb. f. Psychiatrie u. Neurol., Bd. XXIV). Die erste Beschreibung der Kreuzung hat SCHNOPFHAGEN gegeben in Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1877, Bd. LXXVI, Abt. 3, p. 315 (Fig. 5 u. p. 322).

4) Text. del sist. nerv., 1904, Fig. 609, p. 709. Die Fasern sind hier mit C bezeichnet.

Faserkreuzung liegt noch etwas dorsal von einer die Seitenwinkel des Höhlengraus verbindenden Linie. Jedenfalls biegt also die Hirnaxe hier stark basalwärts ab. Seitlich lassen sich die Fasern der mittleren Commissur grösstentheils zum Feld *C* verfolgen. Es muss jedoch dahingestellt bleiben, ob sie nicht sämmtlich oder wenigstens zum Theil das Feld *C* nur durchsetzen und in die Stabkranzfaserung gelangen. An die Seitenecke des ehemaligen Höhlengraus schliessen sich hier graue Massen an, welche ziemlich weit in das Thalamusgebiet hineinragen. Mit der Masse χ (p. 823), die übrigens schon längst verschwunden ist, hängen sie nicht zusammen.

Das Ganglion habenulae zerfällt wie bei allen Säugern in ein mediales kleinzelliges und laterales grosszelliges Ganglion. Auf Fig. 16 hat sich oberflächlich bereits der kammartige Querschnitt der Stria medullaris thalami (Habenula) formirt. Das Meynert'sche Bündel hat sich schon vollständig in den beiden Ganglien aufgelöst. Auch die Commissura habenularis liegt bereits erheblich hinter dem abgebildeten Schnitt.

Die Thalamuskerne zeigen noch eine ähnliche Anordnung wie auf Fig. 15. Das dunkle Feld dorsolateral von *Dcm* entspricht dem früher besprochenen Kerngebiet *Nx* (vergl. Fig. 15). Besonderes Interesse bietet der Fasersaum am lateralen Theil der Ventrikelfläche des Thalamus (gegenüber *Ti*). Diese Fasern stellen die unmittelbare Fortsetzung der Hauptmasse des Kometenbündels dar. Lateralwärts folgen dann einige aus dem Stabkranz einstrahlende Bündelchen und hierauf in dem hellen Gebiet — jedoch noch medial von der tiefsten Einsenkung des Ventrikelbodens — die Faserung der Stria cornea.

Zwischen Nucleus caudatus und Nucleus lentiformis lässt sich eine scharfe Grenze nicht ziehen. Eine geschlossene Capsula interna kommt nicht zu Stande. Das Linsenkerngebiet wird vielmehr von zahlreichen einzelnen Bündeln durchsetzt, die sich nur in den ventralen Abschnitten zu zusammenhängenden Zügen formiren. Diese Stabkranzfaserung in ihre einzelnen Bahnen zu zerlegen, gelingt nicht mit Sicherheit. Immerhin lassen sich folgende Faserzüge mit ausreichender Schärfe unterscheiden:

1) Der parietale oder obere Sehhügelstiel. Seine Fasern ziehen aus dem parietalen Grosshirnmark unmittelbar von der Oberfläche der Lateralwand des Seitenventrikels zum Nucleus caudatus, durchbrechen diesen in dicken Bündeln und dringen in das Thalamusgebiet ein. Der unregelmässig begrenzte helle Streifen, welcher auf der Figur lateral von diesem Faserzug liegt, ist ein Riss im Präparat.

2) Der temporale oder untere Sehhügelstiel. Er ist erheblich stärker als der erstgenannte. Seine Fasern durchbrechen die Linsenkernmasse. Auch diejenigen Bündel, welche die letztere in ihrem dorsalen Abschnitt durchbrechen, biegen, sobald sie in der Capsula externa angelangt sind, basalwärts ab und gelangen in das breite „beilförmige“ Marklager (in der linken unteren Ecke der Figur) des Windungsgebiets oberhalb der Fissura rhinalis lateralis und unterhalb des auf der Figur eben angedeuteten Sulcus postsylvius anterior, zum Theil vielleicht auch in das später zu erwähnende „geminale“ Marklager der nächsten Windung.

Lateral vom Tractus opticus sieht man ein kleines Feld schräg getroffener Fasern. Es ist dies wiederum die Stria cornea, die, wie stets in dieser Gegend auf Frontalschnitten, zweimal getroffen erscheint. Zur Orientirung bemerke ich, dass der Uebergang der Striafasern aus dem basalen in das dorsale Feld auf XX, 6 erfolgt.

Auch die Fissura hippocampi ist zweimal getroffen. Der Eingang zu ihrem dorsalen Abschnitt liegt ziemlich genau der Mitte der dorsalen Sehhügeloberfläche gegenüber. Sie dringt zuerst in fast rein dorsaler Richtung ein, biegt dann unter spitzem Winkel lateroventralwärts um und krümmt sich schliesslich wieder hakenförmig medialwärts. Die Bezeichnung auf Fig. 16 (*Fh*) ist zu dem lateroventralwärts absteigenden Schenkel gesetzt. An der Stelle, wo die spitzwinklige Knickung erfolgt, hat man geradezu den Eindruck,

dass die Furche sich gabelig theilt. Ich bezeichne diese wichtige Stelle als Furca (siehe unten). Im basalen Theil ist die F. hippocampi an einer Stelle getroffen, wo sie bereits sehr seicht ist. Von einer gabeligen Theilung ist hier nichts mehr zu sehen. Auch die Formation der Fascia dentata, welche im dorsalen Theil sehr scharf ausgeprägt ist, ist im basalen Theil, weil sie hier nicht so weit oralwärts reicht, nicht mehr zu finden.

Oberhalb des „beilförmigen" Marklagers sieht man — allerdings undeutlich infolge der starken Differenzirung — den Sulcus postsylvius anterior. Medial von dem beilförmigen Marklager schneidet die Fissura rhinalis lateralis ein. Sie ist auf der Figur nicht sichtbar, weil sie zu weit basal liegt. Der schmale Markstreifen, welcher medial von der Fissura rhinalis lateralis liegt, gehört schon zum Rhinencephalon. Dies rhinencephale Marklager bildet auf eine kurze Strecke den Boden des Unterhorns (die convexe Medialwand wird von dem Ammonshorn, die concave Lateralwand von der basalen Masse des Linsen- bezw. Schweifkerns, die Decke von der grauen Begleitsubstanz der Stria cornea gebildet) und steht dann durch ein längliches graues Markfeld mit dem beilförmigen Marklager in Verbindung. In diesem grauen Markfeld findet man neben quergetroffenen Fasern auch zahlreiche schräg- und längsgetroffene Fasern.

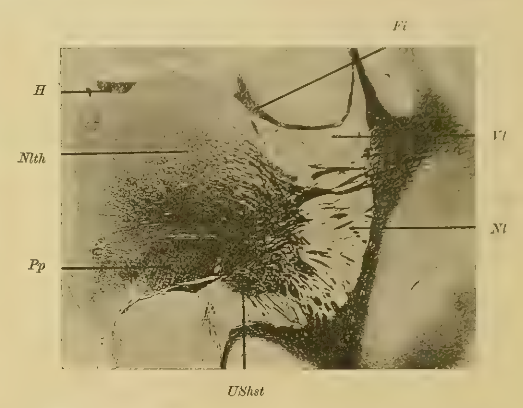


Fig. 17. Querschnitt durch die Thalamusgegend von *Echidna*. Objecttr. XVII, Schnitt 5. PAL'sche Färbung. Vergr. knapp $4^3/_4$: 1. *Fi* Fimbria, in den Alveus übergehend. *H* Habenula (Stria medullaris thalami). *Nl* Nucleus lentiformis. *Nlth* Nucleus lateralis thalami (oberer Theil). *Pp* Pes pedunculi. *UShst* unterer Sehhügelstiel. *Vl* Seitenventrikel.

Fig. 17 (XVII, 5) fällt noch immer in die Mamillargegend. Das Ganglion habenulae ist verschwunden. An der ventrodorsalen Ecke des Thalamus liegt jetzt der Querschnitt der Habenula. In demselben findet sich übrigens noch immer ein Maschenwerk grauer Substanz, welches sich ventralwärts etwas verdichtet. Im Thalamus selbst hat der Nucleus dorsomedialis posterior erheblich an Ausdehnung zugenommen, und zwar namentlich auf Kosten des Corpus geniculatum laterale dorsale. Das ventrale Thalamusgebiet wird jetzt mit Ausnahme des medialsten Theils fast ganz von dem Nucleus lateralis eingenommen. Unterhalb des Nucleus lateralis zieht sich ein schmaler querer Zellstreifen hin, dessen Lage etwa dem Niveau der auf Fig. 16 beschriebenen, jetzt fast verschwundenen Decussatio commissurae mediae entspricht und mit den p. 826 erwähnten Zellmassen zusammenhängt.

Der Hirnschenkelfuss zeigt im medialen Theil noch immer viel reticulirte graue Substanz. Auffällig deutlich heben sich die dorsalsten Fussbündel durch ihre dunkle Farbe ab. Die lateralen Fussbündel wenden sich bereits in compacten Bündeln dorsolateralwärts zur inneren Kapsel bezw. zum Stabkranz.

Im Hypothalmus ist der Kern φ' schon seit XVIII, 1 fast ganz verschwunden. Zeitweise verdichtet sich das Maschenwerk grauer Substanz, welches medial und zugleich etwas ventral von dem Kern φ' oberhalb der mediodorsalen Ecke des Fussfelds liegt, zu einem etwas geschlosseneren Haufen grauer Substanz. Das Feld φ ist sehr zusammengeschrumpft, nur medial hat es noch eine ansehnliche Breite. Es geht hier ganz diffus in die graue Substanz oberhalb der Corpora mamillaria über. Es steht natürlich nichts im Weg, rein topographisch das graue Gebiet, welches sich jetzt oberhalb des Fusses hinzieht, als Zona incerta zu bezeichnen; man muss sich nur immer vor Augen halten, dass damit, wie auch schon aus der

ursprünglichen Definition[1]) und Beschreibung[2]) FOREL's hervorgeht, keine geschlossene graue Masse, sondern nur eine Gegend bezeichnet wird.

Das Kometenbündel (*Fc*) hatte sich schon längst in dem an die lateralen Randbündel sich anschliessenden Feld aufgelöst, jetzt ist auch sein Nachzugbündel (*Fc'*) der Auflösung verfallen. Seine Fasern ziehen schon ganz zerstreut medialwärts und senken sich in das graue Maschenwerk oberhalb der Corpora mamillaria.

Die Corpora mamillaria selbst bieten wenig Besonderheiten. Zu ihrem Studium habe ich vorzugsweise Serie a und b verwandt. Dabei hat sich Folgendes ergeben: Die beiden Corpora mamillaria erscheinen in spinalen Ebenen als ein unpaariger, vollkommen einheitlichen Körper von etwa birnförmigem Querschnitt. Das stumpfe Ende der Birne ist basalwärts gekehrt. Eine mediane Furche ist höchstens eben spurweise angedeutet. Im Innern fehlt eine Raphe vollständig. Die Ganglienzellen sind zum Theil polygonal, zum Theil elliptisch; auch Schwalbenschwanzformen kommen vor. Der grössere Durchmesser beträgt im Durchschnitt etwa 18 μ. Sie halten den Hämatoxylinlack auffällig zähe fest. Das laterale Ganglion erscheint erst auf frontaleren Schnitten und nimmt wie bei anderen Säugern den Fornix und den Pedunculus corporis mamillaris auf. Das Bild ähnelt in vielen Beziehungen demjenigen des Rodentiergehirns (vergl. z. B. Fig. 627 von KÖLLIKER, welche einen analogen Schnitt durch das Kaninchengehirn darstellt). Hier wie dort sieht man aus der untersten Etage der SCHNOPFHAGEN'schen Commissur decussirende Fornixfasern ventrolateralwärts zum lateralen Ganglion absteigen und lateralwärts von diesen die zum lateralen Ganglion ziehenden Fasern des Pedunculus corporis mamillaris. Ein wesentlicher Unterschied besteht insofern, als die Furche zwischen dem Corpus mamillare und dem Hirnschenkelfuss bei *Echidna* viel seichter ist: sie wird gewissermaassen von der grauen Masse des Pedamentum laterale ausgefüllt. Ausser dem Ganglion laterale findet man übrigens noch andere Ganglienzellenhaufen, theils an der dorsolateralen Peripherie des Ganglion mediale, theils im Pedamentum laterale.

In frontalen Ebenen treten an Stelle der kreuzenden Fornixfasern andere ventrolateralwärts absteigende Fasern, deren Deutung unsicher ist. Vielleicht handelt es sich um dieselben Fasern, welche KÖLLIKER in seinem Handbuch der Gewebelehre[3]) für die Maus abgebildet und mit der Bezeichnung *BLb* (= basales Längsbündel) versehen hat. Im Text kommt er auf diese Fasern wie überhaupt auf das basale Längsbündel nirgends eingehend zurück. KÖLLIKER hat damit selbstverständlich nicht das basale Vorderhirnbündel EDINGER's, welches gar nicht hierher gehört, sondern das basale Längsbündel von GANSER[4]) gemeint. Nach GANSER's Beschreibung wird es bei dem Maulwurf zuerst im Bereich des letzten Rests der medialen Schleife sichtbar und zieht dann zwischen dem Corpus mamillare und dem Fuss bis zum Tuber cinereum. Bei *Echidna* ist der Verlauf keineswegs so klar. Trotz vielfacher Durchmusterung aller Serien bin ich zu keinem sicheren Ergebniss gelangt. Ich möchte daher vorläufig die in Rede stehenden Fasern einfach als Stiel des Pedamentum laterale bezeichnen. Eine Beziehung zur SCHNOPFHAGEN'schen Commissur und somit also zur Decussatio fornicis scheint mir durchaus nicht ausgeschlossen. Enger und sicherer scheint allerdings die Beziehung zu denjenigen Commissurenfasern der Corpora mamillaria zu sein, welche in frontaleren Ebenen auftreten und nicht mit der SCHNOPFHAGEN'schen Commissur verwechselt werden dürfen. Diese Commissurfasern hat GANSER als „Querfasern des Corpus mamillare“[5]) bezeichnet und, da sie durch einen erheblichen Zwischenraum von der SCHNOPFHAGEN'schen Commissur getrennt sind, wohl mit Recht von der letzteren

1) Arch. f. Psychiatrie, Bd. VII, p. 470.
2) Arch. f. Psychiatrie, Bd. VII, p. 477.
3) p. 510, Fig. 641.
4) Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 689.
5) Ibid. p. 692.

unterschieden. Kölliker bildet diese Querfasern bei der Maus ab[1]) und giebt ausdrücklich an, dass sie wesentlich aus dem basalen Längsbündel zu stammen scheinen. Bei *Echidna* sind diese Querfasern übrigens augenscheinlich viel schwächer entwickelt als bei *Talpa*. Ein ganz bestimmtes Urtheil über ihren Zusammenhang mit dem basalen Längsbündel möchte ich daher nicht abgeben, wie überhaupt letzteres noch sehr hypothetisch ist[2]).

Die Veränderungen, welche die folgenden Objectträger der Frontalserien darbieten, lassen sich auf der Sagittalserie leichter verfolgen und sollen an einer solchen geschildert werden. Ich beschränke mich daher bezüglich der weiteren Frontalschnitte auf einige kurze zusammenfassende Bemerkungen.

Die Habenula beginnt ihren Abstieg an der Vorderfläche des Sehhügels auf XIII, 4. Sie nimmt fast bis zum Beginn ihres Abstiegs noch an Faserzahl zu, und zwar, wie mit grösster Deutlichkeit zu sehen ist, in Folge eines fast ununterbrochenen Faserzuzugs aus dem Stratum zonale des Sehhügels. Ob — wie bei anderen Säugern — auch ein nennenswerther Faserzuzug aus dem Inneren des Sehhügels erfolgt, ist mir zweifelhaft. Oberhalb der Commissura anterior verschmilzt die Habenula in bekannter Weise mit dem Fornixquerschnitt. Die Hauptmasse ihrer Fasern biegt hier jedenfalls dorsalwärts in den letzteren um. Nicht ausgeschlossen ist, dass — wie bei anderen Säugern — ein anderer Theil der Habenulafasern hinter der Commissura anterior ventralwärts zieht. Ein Durchtreten von Habenulafasern durch die vordere Commissur habe ich nicht beobachten können.

Sehr auffällig ist die dürftige Ausbildung des Vicq d'Azyr'schen Bündels (Fasciculus thalamomamillaris). Es ist mir bei *Echidna* ebensowenig wie bei *Pseudochirus* gelungen, seine spärlichen Fasern sicher bis zum Nucleus dorsalis (anterior) zu verfolgen. Um so stärker ist hingegen der Fasciculus tegmentomamillaris (Gudden'sches Haubenbündel) entwickelt. Der verbreiteten Meinung, dass dies Bündel in dem Ganglion tegmenti profundum von Gudden endige, sind meine *Echidna*-Serien nicht günstig. Vielmehr verlieren sich die schräg dorsolateralwärts aufsteigenden Fasern des Haubenbündels in das medial von dem Kern φ' (p. 823) gelegene Gebiet. Ob sie wenigstens zum Theil bis zum Kern φ' gelangen, wage ich nicht zu entscheiden. Auch kann ich mich des Eindrucks nicht erwehren, dass ein Theil der Fasern des F. tegmento-mamillaris in der Haube frontalwärts zieht (ohne jedoch dabei den Verlauf des F. thalamomamillaris einzuschlagen).

Der Fornix bildet zunächst eine sehr zerstreute Bündelformation. Während seines Aufsteigens an der hinteren Fläche der Commissura anterior (als hinteres Ringbündel, vergl. 1. Monographie, p. 163) ordnen sich seine Fasern ziemlich deutlich in zwei Hauptbündeln. Lateral von ihm liegen hier dichte Bündel, welche aus der Substantia reticulata medialis pedis aufsteigen. Ob sie wirklich aus dieser entspringen, muss ich dahingestellt lassen. Ein Theil durchzieht jedenfalls die Subst. ret. med. nur und biegt dann ventral vom Fuss lateralwärts zur Basis des Linsenkerns um. Diese Fasern sind wohl als Hirnschenkelschlinge (Substantia innominata) aufzufassen und zwar wohl namentlich zu denjenigen Bündeln der letzteren zu rechnen, welche man bei den placentalen Säugern als Haubenstrahlung und als Linsenkernschlinge zu bezeichnen pflegt. Auch fehlt es im Bereich der Ansa peduncularis nicht an Ganglienzellen, welche man als Meynert'sches Basalganglion[3]) (Ganglion der Hirnschenkelschlinge von Meynert) ansprechen muss, doch kann nur auf

1) Gewebelehre, Fig. 641 u. p. 511.

2) Jedenfalls ist auch die Bezeichnung ganz unzweckmässig, da weder der basale noch der longitudinale Verlauf das Bündel scharf kennzeichnen.

3) Dies die von Kölliker vorgeschlagene Bezeichnung (Gewebelehre, p. 456 ff., 475, 484, 602). Die graue Masse, die K. auf Fig. 767 als Basalganglion bezeichnet, ist sicher mit dem Nucleus ansae peduncularis, also mit dem, was Kölliker sonst als Meynert's Basalganglion bezeichnet und was Meynert selbst gemeint hat (Vom Gehirn der Säugethiere, Fig. 245 u. p. 734), nicht identisch. Meine Bemerkung in der 2. Monographie (p. 186 unten) bezieht sich auf das Basalganglion der Fig. 767 Kölliker's.

wenigen Schnitten von einem scharf abgegrenzten Kern die Rede sein. Insbesondere ist die Abgrenzung dorsolateralwärts gegen den Linsenkern bezw. N. lenticulostriatus und basalwärts gegen das Grau des Rhinencephalon, dessen dorsomediale Anhäufung ich als Mandelkern deute, nirgends ganz scharf. Von einem Zusammenhang des Meynert'schen Basalganglions mit der Habenula, wie ihn bekanntlich Kölliker behauptet, habe ich mich bei *Echidna* nicht mit ausreichender Sicherheit überzeugen können. Zur Orientirung bemerke ich noch, dass wahrscheinlich auch die Zellgruppe, welche Ganser bei *Talpa* als Kern seines basalen Längsbündels bezeichnet[1]), mit dem Meynert'schen Basalganglion identisch ist[2]). Dass thatsächlich Beziehungen des Meynert'schen Basalganglions zu dem basalen Längsbündel Ganser's bezw. dem Stiel des Pedamentum laterale (vergl. p. 828) bestehen, möchte ich übrigens keineswegs bestimmt behaupten.

Die vordere Commissur erscheint in ihrem Mitteltheil, d. h. also in der Medianebene zuerst auf Objectträger XIII der Serie d und verschwindet aus der Medianebene erst auf Objectträger VIII. Untersucht man sie auf der Höhe ihrer Entwickelung, also z. B. auf Objectträger XI, so unterscheidet man an Pal-Präparaten schon mit blossen Augen drei Schichten: eine dorsale helle, eine mittlere dunkle und eine ventrale helle Schicht. Auf die dorsale helle Schicht entfallen jedenfalls etwa zwei Drittel der ganzen Dicke der Commissur. Auf Schnitten, welche weiter frontalwärts geführt sind, verschwindet die ventrale helle Schicht, und ausserdem wird die mittlere dunkle Schicht mächtiger und ist von der dorsalen hellen Schicht, welche sichtlich an Dicke abnimmt, nicht mehr so scharf getrennt. Auf Schnitten, welche weiter occipitalwärts geführt sind, schwindet ebenfalls die ventrale helle Schicht sehr bald, dann folgt die mittlere dunkle Schicht, und schliesslich bleibt nur die dorsale helle Schicht übrig. Die grösste Dicke der vorderen Commissur beträgt in Serie d fast $4^1/_2$ mm. Die dunklen Fasern scheinen bei mikroskopischer Untersuchung im Allgemeinen etwas gröber zu sein als die hellen, doch möchte ich auf diesen Anschein im Hinblick auf optische Fehlerquellen kein grosses Gewicht legen.

Die Verfolgung der dunklen Fasern in die Hemisphäre bietet keine Schwierigkeit. Sie gelangen, soviel ich sehe, ausnahmslos oder fast ausnahmslos in das „beilförmige Marklager" (vergl. p. 826ff.) der zwischen F. rhinalis lateralis und Sulcus postsylvius anterior gelegenen Windung. Die Verbindung der dunklen Commissurfasern mit diesem Marklager kommt auf XII, 3 zu Stande. Hieraus sowie aus der Betrachtung der ganzen Serie ergiebt sich, dass die dunklen Fasern von der Medianebene aus sich nicht nur lateralwärts, sondern auch in leichtem Bogen etwas occipitalwärts wenden. In das Rhinencephalon sind dunkle Commissurfasern nicht zu verfolgen. Ob einzelne dunkle Fasern in das Marklager der Windung zwischen Sulcus postsylvius anterior und S. antesylvius posterior gelangen, kann ich nicht bestimmt sagen. Dies Marklager zeigt überhaupt ein merkwürdiges Verhalten. Es setzt sich streckenweise aus zwei breiten Markstrahlen zusammen, welche in ihren corticalen Einstrahlungen zusammenfliessen, centralwärts aber sich trennen. Während nämlich der dorsale Strahl seinen selbständigen Weg einschlägt, vereinigt sich der ventrale Strahl mit dem Markstrahl des beilförmigen Marklagers. Ich will nun nicht ausschliessen, dass der ventrale Strahl des geminalen Marklagers — so will ich das Marklager zwischen S. postsylvius ant. und antesylvius post. kurz bezeichnen — vielleicht einzelne Bündel zu den dunklen Fasern der Commissura anterior beisteuert. Die Zwillingsbildung des Marklagers hängt übrigens wohl mit den im ersten Theil dieser Monographie (p. 7 u. 11, Fig. 3b, 3c u. 10) geschilderten Furchenvarietäten zusammen. Hierfür spricht auch die Vergleichung mit meinen anderen Frontalserien. So zerfällt auf der Serie b (Objecttr. CXXXVI—CLI) auf der einen Hemisphäre die Windung zwischen S. postsylvius anterior und S. antesylvius posterior sehr deutlich ent-

1) Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 690 u. Fig. 10—15.
2) Dasselbe nimmt auch Kölliker an (l. c. p. 475).

sprechend dem doppelten Marklager durch eine Nebenfurche in zwei Unterwindungen, stellenweise sogar in drei. Noch interessanter ist die Serie a. Hier findet sich auf der einen Hemisphäre dasselbe Verhalten wie in der Serie d, deren Beschreibung ich zunächst zu Grunde gelegt habe. Auf der anderen Hemisphäre ist die Windung zwischen F. rhinalis lateralis und S. postsylvius anterior relativ schmal, zerfällt aber durch eine deutliche Nebenfurche (wahrscheinlich temporaler Abschnitt des Sulcus postsylvius posterior, vergl. 1. Monographie, Fig. 10) in zwei Unterwindungen. Die Windung zwischen S. postsylvius anterior und antesylvius posterior ist auf derselben Hemisphäre dem entsprechend sehr breit und zerfällt durch eine Nebenfurche in zwei Unterwindungen. Die ventrale Unterwindung zeigt wiederum das charakteristische geminale Marklager, welches sich ganz ebenso wie in der Serie d verhält [so auf Objecttr. CXXVII ff.][1]). Serie c simmt mit Serie d im Wesentlichen überein. Ausdrücklich will ich auch hervorheben, dass die Lage und der Verlauf der dunklen Fasern auf allen 4 Serien in der Hauptsache sich decken.

Etwas schwieriger gestaltet sich die Verfolgung der hellen Fasern. Was zunächst die ventrale Schicht betrifft, so ist sicher, dass ihre Fasern sämmtlich oder fast sämmtlich in das Marklager des Rhinencephalon gelangen, also medial von der Fissura rhinalis lateralis bleiben. Die dorsale Schicht der hellen Fasern zieht compact an der Ventralfläche des Nucleus lenticulostriatus lateralwärts und theilt sich, an seiner ventrolateralen Ecke angelangt, in zwei Hauptbündel: das dorsale steigt an der lateralen Fläche des Nucleus lenticulostriatus, also in der sogenannten Capsula externa fast senkrecht empor, während das ventrale sich in das geminale Marklager und zwar vorzugsweise seinen dorsalen Strahl ergiesst. Dadurch, dass hier die hellen Fasermassen bündelweise von den dunkleren Fasermassen des temporalen Sehhügelstiels (vergl. p. 826) unter spitzen Winkel und windschief durchbrochen werden, kommt hier ein sehr charakteristisches Bild zu Stande. Ob einzelne Fasern der dorsalen hellen Commissur auch in das beilförmige Marklager gelangen, lasse ich dahingestellt. Für eine Minderzahl ist mir dieser Verlauf nicht unwahrscheinlich. Bemerkenswerth ist noch, dass das in die Capsula externa gelangende Bündel viel weiter sowohl occipitalwärts wie frontalwärts reicht als das in das geminale Marklager sich ergiessende.

Uebersichtlich kann man also sagen, dass

die Hauptmasse des temporalen Sehhügelstiels in das beilförmige Marklager,
" " der ventralen hellen Commissurfasern in das Rhinencephalon,
" " der dorsalen hellen Commissurfasern in die Capsula externa und das geminale Marklager,
" " der dunklen Commissurfasern in das beilförmige Marklager

gelangt.

Dazu kommen dann weiter die erst später zu besprechenden frontalwärts ziehenden Fasern der vorderen Commissur.

Das weitere Schicksal der in der Capsula externa aufsteigenden Fasern lässt sich nur schwer bestimmen. Jedenfalls sind sie ziemlich geschlossen bis zur lateralen Wand des oberen Ventrikelhorns zu verfolgen.

Die frontalen Endigungen der Commissura anterior im Bulbus olfactorius bieten keine Besonderheit.

Das vor der vorderen Commissur aufsteigende vordere Ringbündel (vergl. 1. Monographie, namentlich p. 163), welches nur ganz ungefähr den precommissural fibres von Huxley entspricht[2]), entsteht

---

1) So erweisen sich die Markstrahlen oft constanter als die Furchen. Ueberhaupt müssen wir bei letzteren noch viel mehr als bisher mit „Vertretungen" und „Tendenzen" rechnen. Für die Halbaffen habe ich dies bereits vor längerer Zeit auseinandergesetzt (Anat. Anz., 1903, p. 515).

2) Streng genommen, ist der Begriff der precommissural fibres weiter.

hauptsächlich aus Fornixfasern[1]). Der Fornix[2]) umfasst also in der That die vordere Commissur ringartig, nur gestaltet sich der Verlauf der vorderen Ringfasern weiterhin wesentlich abweichend. Zu diesem Fornixbestandtheil des vorderen Ringbündels oder, wie ich kurz sagen will, zu diesen präcommissuralen Fornixfasern stossen nun Bündel aus der Substantia perforata anterior, welche offenbar zum Theil mit dem „hippocampo-basal association bundle“ von Elliot Smith[3]) identisch sind. Ich bezeichne sie kurz als die aufsteigenden Bündel der Substantia perforata anterior. Ob auch ein Zuzug aus dem Gebiet der Substantia reticulata medialis pedis erfolgt, lasse ich offen. Ebenso möchte ich nicht ausschliessen, dass einige Fasern der medialsten Haubenbündel bis hierher gelangen und sich den präcommissuralen Fornixbündeln anschliessen[4]). Sicher erfolgt ein Zuzug aus dem weiter unten zu besprechenden Mandelkern und wohl auch aus dem Rhinencephalon. Die weitere Verfolgung der Bündel ist sehr einfach. Die Bündelquerschnitte der präcommissuralen Fornixfasern sind der vorderen Commissur zunächst ventral unmittelbar angelagert[5]). Ventrolateral von ihnen liegen die Querschnitte der aufsteigenden Bündel der S. perforata. Frontalwärts schiebt sich nun unmittelbar unter der Commissura anterior eine etwa halbkugelige graue Masse ein, welche dem Nucleus accumbens meiner 2. Monographie (p. 186) entspricht und unten noch näher besprochen werden soll. Durch diesen Nucleus accumbens werden die Querschnitte der präcommissuralen Fornixfasern und der aufsteigenden Bündel der S. perforata von der vorderen Commissur abgedrängt. Je mehr diese graue Masse lateralwärts zunimmt, um so mehr drängt sie die Bündelquerschnitte auseinander. Schliesslich reicht sie scharf abgegrenzt bis zur Fissura rhinalis medialis. Auch bei dieser Verlagerung behalten die präcommissuralen Fornixbündel im Ganzen ihre dorsomediale Lage zu den übrigen Bündelquerschnitten bei. Schliesslich lassen sich in der grauen Masse 3 Zonen unterscheiden: eine innerste faserarme, welche der vorderen Commissur und weiterhin dem Vorderhorn unmittelbar anliegt, dann eine mittlere, die ziemlich zahlreiche Bündelquerschnitte enthält, und schliesslich eine äusserste, die mit dem Tuberculum olfactorium zusammenhängt (s. unten). Da die Bündelquerschnitte sämmtlich an Mächtigkeit fortgesetzt abnehmen, so vermuthe ich, dass sie grösstentheils hier ihr Ende finden. Auf der medialen Seite der grauen Masse entspringen nun Fasern, welche offenbar in physiologischem Sinne die Fortsetzung der soeben besprochenen Bündel bilden. Unter diesen Fasern kann man (vergl. **Fig. 18**) zwei Hauptbündel unterscheiden: ein oberflächliches, welches an der Medialfläche in dichten Zügen senkrecht emporsteigt und im Bereich der Fascia dentata zu endigen scheint, und ein tiefes, welches in leicht S-förmig geschwungenem Bogen zum Alveus zieht. Die Deutung dieser beiden Bündel ist nicht zweifelhaft. Das erste Bündel deckt sich mit den Fasern,

---

1) Diese präcommissuralen Fornixfasern hat E. Smith nur bei *Ornithorhynchus* sicher nachweisen können (Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXXII, p. 37).

2) Die Bezeichnung Fornix kann natürlich sehr verschieden definirt werden. Ganz ungeeignet ist die Definition von Elliot Smith (Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXXII, p. 24). Dieselbe lautet nämlich: „all those fibres, which arise from or end in the hippocampus, and which, at some part of their course, form constituents of the fimbria or alveus“. Dabei giebt Verf. selbst zu, dass die Definition unhaltbar werden würde, wenn, wie Kölliker angiebt, der Fornix — hier schwebt er dem Verf. offenbar selbst wieder im gewöhnlichen Sinne vor — auch Fasern aus dem Gyrus fornicatus empfängt. Aehnliche Bedingungen könnte man noch viele andere anführen. Die Definition setzt eben die sehr zweifelhafte Richtigkeit der anatomischen Anschauungen von E. Smith voraus. Es ist kein Wort darüber zu verlieren, dass solche Definitionen unzweckmässig sind. Ueberhaupt empfiehlt es sich, die Bezeichnungen für Bahnen und für Stränge auseinanderzuhalten. Der Fornix bezeichnet keine Bahn und auch kein Bahnsystem, sondern rein topographisch einen Faserstrang. Solange die Zusammensetzung dieses Stranges aus Bahnen noch so sehr strittig ist, empfiehlt es sich gewiss nicht, in eine brauchbare topographische Bezeichnung Bahnhypothesen einzuschleichen. Eines muss allerdings verlangt werden: eine genaue topographische Festlegung des Begriffes. Dem augenblicklichen Sprachgebrauch entspricht es offenbar am besten, wenn wir topographisch als Fornix s. str. den als Columna fornicis bezeichneten Abschnitt auffassen und zum Ausgang nehmen.

3) Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXX, p. 480. Irrthümlich identificirt E. Smith dies Bündel mit dem Pedunculus corporis callosi (Vicq d'Azyr) und dem Pedunculus septi pellucidi (Burdach). Der Begriff des letzteren ist erheblich weiter.

4) Aehnliche Fasern scheint E. Smith bei *Ornithorhynchus* gesehen zu haben (Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXII, p. 38 u. Fig. 6). Auf der letzteren Figur sind sie mit *4* bezeichnet.

5) Sie zerfallen übrigens sehr deutlich in zwei Bündelgruppen, eine dorsomediale und eine ventrolaterale.

welche KÖLLIKER bei dem Kaninchen als „aus dem Septum pellucidum stammende Bogenfasern“ bezeichnet hat[1]). E. SMITH scheint dies Bündel bei der Beschreibung seines „olfactory bundle of the fascia dentata“[2]), welches er später als Fasciculus marginalis bezeichnete[3]), im Auge gehabt zu haben. Das zweite Bündel hat weniger Beachtung gefunden. Ich vermuthe, dass es sich zum Theil mit dem „hippocampo-basal association bundle“ von ELLIOT SMITH deckt. Ich nehme nur im Gegensatz zu diesem Forscher an, dass es sich nicht um eine ununterbrochene Verbindungsbahn zwischen dem Alveus und den grauen Massen der Hirnbasis handelt, sondern dass eine Unterbrechung im Nucleus accumbens stattfindet. Ich kann daher auch die Bezeichnung von E. SMITH nicht acceptiren und schlage vor, vorläufig das erste Bündel als **oberflächliches**, das zweite als **tiefes Septumbündel** zu bezeichnen. Das vordere Ringbündel stellt sonach ein sehr zusammengesetztes Gebilde dar. In seinem hinteren oder horizontalen Abschnitt umfasst es die

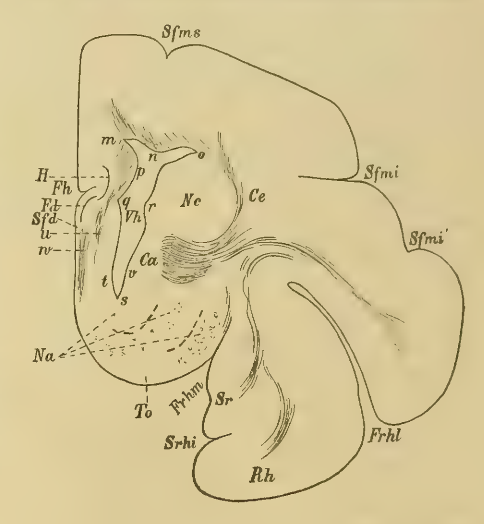


Fig. 18. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Echidna* kurz vor (d. h. frontal von) der Commissura anterior. Objectr. VI, Schnitt 8 (Serie d). PAL'sche Färbung. Nach Photogramm durchgezeichnet. Vergr. ca. 5 : 1. *Ca* Commissura anterior. *Ce* Capsula externa. *Fd* Fascia dentata. *Fh* Fissura hippocampi. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis (anterior). *Frhm* Fissura rhinalis medialis. *H* Ammonsformation. *Na* Nucleus accumbens (seine 3 Zonen sind durch gestrichelte Linien markirt). *Nc* Nucleus caudatus (lenticulostriatus). *Rh* Rhinencephalon. *Sfd* Stelle, wo caudalwärts der Sulcus fimbriodentatus auftritt. *Sr* Sulcus radialis. *Srhi* Sulcus rhinalis intermedius s. praetemporalis (vergl. p. 836 Anm. 1). *Sfms* Sulcus frontomarginalis superior[4]). *Sfmi* Sulcus frontomarginalis inferior. Bei *Sfmi'* ist der Sulcus frontomarginalis inferior in Folge seines bogenförmigen Verlaufs zum zweiten Mal getroffen (vergl. 1. Monographie, Fig. 3b). *To* Tuberculum olfactorium. *m* dorsale Ventrikelrinne. *n* Dachwulst. *o* laterale Ventrikelrinne. *p* Ammonswulst. *q* dorsale Wandfurche des Vorderhorns. *r* dorsaler Wandwulst des Vorderhorns. *s* ventrale Ventrikelrinne. *t* ventrale Wandfurche des Vorderhorns. *v* ventraler Wandwulst des Vorderhorns. *u* tiefes, *w* oberflächliches Septumbündel. Bezüglich der mit *m* bis *v* bezeichneten Furchen und Wülste ist namentlich die 2. Monographie p. 190ff. und Fig. 32 zu vergleichen.

präcommissuralen Fornixfasern, die aufsteigenden Bündel der Substantia perforata anterior und wahrscheinlich noch andere Faserzüge (vergl. p. 832), in seinem vorderen oder aufsteigenden Abschnitt, welcher mit dem hinteren nicht direct zusammenhängt, besteht es im Wesentlichen aus dem oberflächlichen und tiefen Septumbündel. Die Bezeichnung „vorderes Ringbündel“ (Fasciculus annularis anterior) ist also eine rein topographische. Was man auf der Medialansicht (z. B. Fig. 4 meiner 1. Monographie) sieht, ist vorwiegend das oberflächliche Septumbündel; die übrigen Bündel schimmern nur eben durch oder sind ganz im Innern versteckt.

Es wäre natürlich sehr interessant, festzustellen, wie die einzelnen Bündel unter sich zusammenhängen. Speciell habe ich festzustellen versucht, ob die präcommissuralen Fornixfasern sich in das tiefe oder in das oberflächliche Septumbündel fortsetzen (nach Ganglienzellenunterbrechung). Zu einem bestimmten Ergebniss

1) Gewebelehre, Fig. 767. Der Nucleus accumbens wird von KÖLLIKER auf derselben Figur als Basalganglion bezeichnet. Mit dem MEYNERT'schen Basalganglion hat diese graue Masse nichts zu thun. Vergl. p. 829, Anm. 3. Zum Theil (!) scheint der Nucleus accumbens sich mit dem Kern des basalen Längsbündels von GANSER zu decken (Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 690 u. Fig. 10ff.).

2) Anat. Anz., Bd. X, No. 15, und Journ. of Phys. and Anat., Vol. XXX, p. 480.

3) Journ. of Phys. and Anat., Vol. XXXII, p. 38.

4) Aus dem Vergleich mit Fig. 32 der 2. Monographie ergiebt sich übrigens, dass die Furche η von *Pseudochirus* wohl mit dem Sulcus frontomarginalis superior von *Echidna* homolog ist. Vergl. 1. Monogr., p. 140.

bin ich an den Frontalserien nicht gelangt. Mein Eindruck geht dahin, dass ein Zusammenhang vorzugsweise im Sinne der ersten Alternative besteht.

Grosse Schwierigkeit bietet die Analyse der grauen Massen der Hirnbasis in dieser Gegend. Es handelt sich im Wesentlichen um die Trennung folgender Ganglien bezw. Kerne:

1) Nucleus lenticulostriatus,
2) MEYNERT'sches Basalganglion (Kern der Hirnschenkelschlinge),
3) Mandelkern,
4) Tuberculum olfactorium,
5) Nucleus commissurae anterioris (mihi),
6) Grau der Substantia perforata anterior,
7) Rinde des Rhinencephalon,
8) Grau des Septum,
9) Nucleus accumbens (mihi),

Was zunächst den Nucleus lenticulostriatus betrifft, so habe ich nur kurz hervorzuheben, dass Nucleus lentiformis und Corpus striatum bei *Echidna* eine ganz einheitliche Masse bilden.

Ueber das MEYNERT'sche Basalganglion habe ich oben (p. 829) bereits gesprochen. Ebenda habe ich auch den Mandelkern bereits erwähnt. Die Identification des letzteren ist deshalb so schwer, weil er bis jetzt nicht durch eine bestimmte Lagebeziehung oder Bahnverbindung oder histologischen Aufbau scharf und übereinstimmend definirt ist[1]) und eine continuirliche Verfolgung seiner Homologien durch die Säugethierreihe hindurch noch nicht möglich gewesen ist. In der That haben z. B. GANSER[2]), KÖLLIKER[3]) und HONEGGER[4]) ganz verschiedene Gebilde als Mandelkern bezeichnet. Indem ich mir vorbehalte, auf diese Fragen in dem vergleichenden Abschnitt näher einzugehen, will ich hier nur bemerken, dass der von GANSER bei dem Maulwurf als Mandelkern angesprochene graue Kern meines Erachtens mit dem Mandelkern nichts zu thun hat[5]). Es handelt sich vielmehr um eine Anschwellung des lateralen und ventralen Linsenkerngebiets. Bei *Echidna* fehlt dieselbe. Als charakteristisch für den Mandelkern betrachte ich vorläufig seine Lage in der medialen Decke des Unterhorns (an seinem vorderen Ende) ventral von der Ammonsformation in den distalen Ebenen und die Lage dorsomedial vom Marklager des Rhinencephalon in den proximalen Ebenen. Als ein weiteres Merkmal kann die Beziehung zu der Stria terminalis gelten; dabei ist jedoch zu beachten, dass die Hauptmasse der Stria terminalis den Mandelkern medial liegen lässt und zu dem ventraler gelegenen Grau des Rhinencephalon zieht. Legt man diese Charakteristik zu Grunde, so ist der Mandelkern bei *Echidna* ganz eindeutig bestimmt. Es handelt sich dann um die graue Masse, die auf Fig. 17 auf der dorsalen Oberfläche des Schläfenlappens dem Tractus opticus direct gegenüberliegt. Lateral von dem Mandelkern sieht man Quer- und Schiefschnitte von Faserbündeln, die der Stria terminalis angehören und zur Rinde des Rhinencephalon ziehen. Noch weiter lateral folgt — tiefschwarz — der Markstrahl des Rhinencephalon. Frontalwärts behält der Mandelkern die Lage zwischen dem Markstrahl des Rhinencephalon und dem Tractus opticus bei. Dabei liegt er ventromedial von dem Basalganglion MEYNERT's, von dem er sich übrigens durch relative Faserarmuth leicht unterscheiden lässt. Erst

---

1) Ich verweise in dieser Beziehung auf die eingehende Abhandlung über den Mandelkern von VÖLSCH aus meinem Laboratorium (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LXVIII, p. 573).

2) Morph. Jahrb., Bd. VII, Fig. 14—19, 30 u. 31, Text p. 665.

3) Gewebelehre, p. 630, ferner Fig. 716 u. 717. Ob auf diesen beiden Figuren die als *Nl'* bezeichneten Kerne wirklich zum Linsenkern gehören, erscheint mir sehr zweifelhaft.

4) Recueil zool. suisse, T. V, 1890, p. 409 ff.

5) Dagegen stimme ich mit GANSER bezüglich des Mandelkerns des Kaninchens (Arch. f. Psychiatrie, Bd. IX, Taf. II, Fig. 4) ganz überein.

auf Objecttr. XIII verschwindet er, bezw. wird er von der Substantia perforata anterior, an die er unmittelbar angrenzt, verdrängt.

Als Nucleus commissurae anterioris habe ich in meiner 2. Monographie (p. 184) bei *Pseudochirus* einen sehr hellen Streifen grauer Substanz bezeichnet, der ventral von der vorderen Commissur liegt. Bei *Echidna* ist dieser Streifen nicht so ausgeprägt. Man findet vielmehr in den in Betracht kommenden Schnittebenen nur einzelne eingesprengte Haufen grauer Substanz. Der grösste liegt der vorderen Commissur ventral unmittelbar an, bleibt aber medial vom Markstrahl des Rhinencephalon. Mit dem Mandelkern hängt er nicht continuirlich zusammen, vielmehr tritt er erst in proximaleren Ebenen auf (Objecttr. XII bis X). Ein zweiter kleinerer Haufen grauer Substanz liegt ebenfalls der Commissura anterior an, aber etwas weiter medial. Ein drittes kleines graues Nest liegt mitten in der Substantia perforata anterior etwa halbwegs zwischen ihrer Oberfläche und der Ventralfläche der vorderen Commissur [1]). Ob diese drei Haufen dem Nucleus comm. ant. von *Pseudochirus* entsprechen, lasse ich offen. Für die beiden erstgenannten erscheint diese Auffassung nicht ausgeschlossen. Andererseits könnte es sich auch um versprengte Theile des Mandelkerns handeln. Auch möchte ich hervorheben, dass sich in der ganzen Säugethierreihe — bis zum Menschen hinauf — gelegentlich versprengte Inseln grauer Substanz, meist von sogenanntem gelatinösen Charakter, finden. Borchert hat erst kürzlich in meinem Laboratorium bei dem Menschen solche aberrierende graue Substanz in der Regio hypothalamica nachgewiesen. Für diese oder eine ähnliche Deutung spricht auch die Thatsache, dass diese Inseln auf den verschiedenen Serien keineswegs genau dieselbe Lage zeigen.

Die Trennung des Tuberculum olfactorium von der Substantia perforata anterior bietet auf Pal-Präparaten [2]) ebenfalls einige Schwierigkeit. Bei *Pseudochirus* unterscheiden sich beide im architektonischen Aufbau und auch in den morphologischen Charakteren der Ganglienzellen viel erheblicher als bei *Echidna*. Namentlich treten die Zellnester [3]) (islotes olfativos von Calleja) nicht so deutlich hervor. Auch die von Ganser [4]) so anschaulich beschriebene flaschen-, zapfen- und kranzförmige Anordnung der Zellen ist bei *Echidna* etwas verwaschen. Immerhin gelingt es bei stärkerer Vergrösserung auch an Weigert-Präparaten, die Grenze zwischen beiden Gebilden scharf zu bestimmen, da dann im Tuberculum olfactorium auch bei *Echidna* die Zellenkränze als besondere Schicht hervortreten, während in der Substantia perforata anterior eine solche Schichtung fehlt. Derselbe Unterschied besteht zwischen dem Grau des Septum und dem Tuberculum olfactorium.

Die Trennung des Tuberculum olfactorium von dem Nucleus accumbens (vergl. p. 832) ist ziemlich einfach. Dem letzteren fehlt ebenfalls der charakteristische Zellkranz des ersteren. Hingegen ist histologisch eine scharfe Trennung des Nucleus accumbens vom Nucleus lenticulostriatus nicht möglich. Ich habe dies bereits in meiner 2. Monographie (p. 188) hervorgehoben. Maassgebend für die Unterscheidung ist nur die Lage und die eigenartige Durchsetzung mit Bündelquerschnitten. Bezüglich der Lage bemerke ich noch, dass der Nucleus accumbens sich bei *Echidna* ebenso wie bei *Pseudochirus* auch auf die mediale Wand des Vorderhorns hinüberschlägt.

Bezüglich der Abgrenzung der Substantia perforata ant. und des Tuberculum olfactorium gegen die Rinde des Rhinencephalon, welche histologisch bekanntlich sehr einfach ist, habe ich nur noch hin-

1) Dieser dritte Haufen könnte dem Kern des Tractus olfactorius von Ganser entsprechen (Morph. Jahrb., Bd. VII, Fig. 14 u. 15, p. 598 u. 690).

2) Golgi-Präparate, welche sehr erhebliche Differenzen aufdecken (Calleja, La region olfatoria del cerebro, Madrid 1893), standen mir leider nicht zur Verfügung.

3) Diese Nester waren offenbar schon Meynert bekannt (Vom Gehirn der Säugethiere, p. 725), nur unterscheidet M. noch nicht scharf zwischen Tuberculum olfactorium und Substantia perforata antica, sondern fasst beides zusammen als „basales Gebiet des Streifenhügelkopfes oder Gegend der vorderen durchbohrten Platte“ (Erklärung zu Fig. 238).

4) Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 646.

zuzufügen, dass man ausser der Fissura rhinalis medialis (s. entorhinalis) in frontaleren Ebenen (Objecttr. IX ff.) noch eine zweite Furche findet, welche unmittelbar neben der F. rhinalis medialis entspringt, aber in das Innere in ventrolateraler Richtung eindringt. Der so abgegrenzte Windungszug drängt sich dann an die Oberfläche und verbreitert sich mehr und mehr. Dann tritt auf seiner freien Oberfläche eine und später noch eine zweite Nebenfurche auf. Es handelt sich offenbar um den Sulcus praetemporalis und radialis meiner 1. Monographie (Fig. 5 u. p. 14) sowie um eine dort nicht erwähnte Nebenfurche. In der That ergiebt ein Vergleich mit den anderen Serien, dass diese Furchen nicht constant sind. Auch die 1898 von RETZIUS[1]) gegebenen Abbildungen eines *Echidna*-Gehirns bestätigen diese Variabilität. Fasern des Tractus olfactorius dringen nicht nur im Bereich der Fiss. rhinalis medialis, sondern auch im Bereich des S. praetemporalis in grösserer Zahl in die Tiefe. Für die Abgrenzung des Tuberculum olfactorium kommt nur die Fissura rhinalis medialis, nicht der S. praetemporalis in Betracht. Auch in der Tiefe bildet die Fissura rhinalis medialis sehr scharf die laterale Grenze des Nucleus accumbens.

Ueber die Stria cornea s. terminalis kann ich leider dem p. 826 und 834 Gesagten nichts Wesentliches hinzufügen. Speciell ist es mir nicht gelungen, die frontalen Endigungen der Stria terminalis festzustellen. Auf einzelnen Schnitten gewinnt man den Eindruck, dass einzelne Fasern, wie dies KÖLLIKER[2]) bei dem Kaninchen beschrieben hat, sich der Commissura anterior anschliessen und über die Mittellinie kreuzen. Das senkrechte Durchtreten der Fasern durch die Commissura anterior in ventraler Richtung habe ich auf Frontralschnitten nicht sicher beobachtet. Das Kometenbündel, welches, wie früher geschildert (p. 826), medial von der Stria terminalis liegt und sich durch seine dunklere Färbung scharf von dieser abhebt, schlägt ganz denselben Weg ein. Beide ziehen am vorderen Hang des Sehhügels ventromedialwärts zur Dorsalfläche der vorderen Commissur hin und entziehen sich dann auf den Frontalserien der weiteren Verfolgung.

Die Chiasmaregion lässt auf den Frontalserien folgende bemerkenswerthe Einzelheiten erkennen. Die Decussatio hypothalamica anterior GANSER's[3]) ist sehr schwach entwickelt, die MEYNERT'sche Commissur hingegen sehr stark. Die Fasern der letzteren durchflechten sicher wenigstens zum Theil den Fuss des Hirnschenkels, wie dies KÖLLIKER bereits bei einem menschlichen Embryo feststellen konnte[4]). Ihr weiterer Verlauf war nicht zu ermitteln. Die GUDDEN'sche Commissur ist gleichfalls ziemlich gut entwickelt (trotz relativer Verkümmerung der medialen Wurzel des Tractus opticus). Ihre Fasern scheinen grösstentheils in die Basis des Nucleus lenticulostriatus zu gelangen.

Die Ganglia optica basalia sind auf meinen Frontalserien vorhanden, aber weder unter einander noch gegen ihre Umgebung scharf abgegrenzt. Sie schliessen sich an die Substantia reticulata medialis pedis ventromedial unmittelbar an, da ein Pedamentum laterale in diesen Ebenen nicht mehr zu unterscheiden ist. Ebensowenig ist es mir gelungen, scharf gesonderte Nuclei tuberis cinerei bei *Echidna* nachzuweisen. Nach Erfahrungen bei anderen Säugern erscheint es mir allerdings wohl möglich, dass bei Anwendung der NISSL'schen Färbung sich schärfere topographische Bilder ergeben. Besondere Mühe habe ich mir auch gegeben, das Ggl. ectomamillare der niederen Vertebraten[5]) bei *Echidna* zu finden, bin aber zu keinem positiven Ergebniss gekommen.

---

1) Biol. Untersuch., Bd. VIII, Text p. 26 ff. und Taf. VII, Fig. 1 u. 10, Fig. 1 u. 2. RETZIUS bezeichnet den Sulcus praetemporalis als Sulcus olfactorius intermedius. Vielleicht empfiehlt sich die Bezeichnung S. rhinalis intermedius.

2) Gewebelehre, p. 624 u. Fig. 715.

3) Morphol. Jahrb., Bd. VII, p. 686. Die Bezeichnung FOREL'sche Kreuzung (KÖLLIKER, OBERSTEINER u. A.) halte ich für unzweckmässig, da sie zu Verwechslungen mit der FOREL'schen Haubenkreuzung führt.

4) Gewebelehre, p. 466 u. Fig. 611.

5) Vergl. z. B. EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 6. Aufl., 1900, p. 152 und Fig. 88 u. 106.

Endlich seien zum Schluss der Besprechung der Frontalserien noch einige Worte über die Commissura superior beigefügt. Die genauere Besprechung muss dem Studium der Horizontal- und Sagittalserie vorbehalten bleiben. Verfolgt man die Serie d frontalwärts, so erfolgt der Durchbruch der Commissura superior bis zur Mittellinie zuerst auf Objecttr. XII, Schnitt 6. Auf **Fig. 19** und **20** sind zum Vergleich 2 Frontalschnitte der Hippocampusgegend abgebildet. Die Gabelung der Fissura hippocampi oder Furca (vergl. p. 827) ist schon auf dem caudaleren Schnitt (Fig. 19) nicht mehr zu sehen. Die Furche dringt vielmehr hier in der typischen Hakenform ein. Die Fascia dentata stellt sich im Frontalschnitt jetzt als ein vielfach winklig ausgezogenes Gebilde dar. Die Hippocampusformation *H*, auf der Figur durch weitgestellte

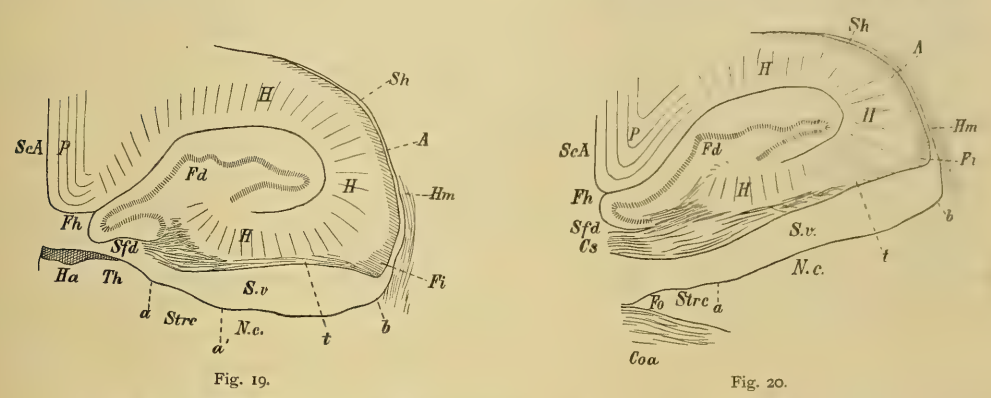


Fig. 19. Fig. 20.

Fig. 19. Frontalschnitt durch die obere Hippocampusgegend von *Echidna*. Objecttr. XIV, Schn. 2 (Serie d). Pal'sche Färbung. Mit Hülfe der Edinger'schen Camera gezeichnet. Vergr. ca. 8 : 1. *a* Grenze zwischen Thalamus und Stria cornea, *a'* Grenze zwischen Stria cornea und Nucleus caudatus, *b* laterale Grenze des letzteren (laterale Ventrikelrinne). *A* intraventriculärer Alveus. *Fd* Fascia dentata. *Fh* Fissura hippocampi. *Fi* Fimbria. *H* Ammonsformation. *Ha* Habenula. *Hm* Hemisphärenmark. *Nc* Nucleus caudatus. *P* Pallium. *ScA* Subiculum cornu Ammonis. *Sfd* Sulcus fimbriodentatus. *Sh* Seitenhorn (Oberhorn). *Strc* Stria cornea s. terminalis. *Sv* Seitenventrikel. *A* extraventriculärer Alveus. *Th* Thalamus.

Fig. 20. Frontalschnitt durch die obere Hippocampusgegend von *Echidna*, im Bereich der Commissura superior. Objecttr. XII, Schn. 6 (Serie d). Pal'sche Färbung. Mit Hülfe der Edinger'schen Camera gezeichnet. Vergr. ca. 8 : 1. Bezeichnungen wie Fig. 19. Ausserdem *Coa* Commissura anterior. *Cs* Commissura superior. *Fo* aufsteigende Fornixsäule.

radiäre Striche bezeichnet, begleitet fast die ganze Aussenlippe der Fissura hippocampi. Nur der oberflächlichste Abschnitt der Aussenlippe zeigt schon Palliumformation, also gewöhnliche Rindenformation (auf der Figur durch zur Oberfläche parallele Linien bezeichnet). Auf noch weiter distal gelegenen Schnitten fällt die Grenze zwischen Palliumformation und Ammonsformation genau mit dem p. 827 als Furca bezeichneten Punkt zusammen. Auf weiter frontal gelegenen Schnitten, wie sie z. B. durch Fig. 20 dargestellt werden, reicht die Palliumformation etwas weiter in die Tiefe, als auf Fig. 19.

Eine frei als Franse vorspringende Fimbria ist bei *Echidna* nur angedeutet; sie ist an der auf Fig. 19 u. 20 mit *Fi* bezeichneten Stelle zu suchen; es geht dies vor allem daraus hervor, dass die Tela chorioidea an dieser Stelle angeheftet ist. Gegen das Seitenhorn hin geht die Fimbria in den intraventriculären Alveus über. In meiner 1. Monographie (p. 76) habe ich diese Uebergangsfaserung von der Fimbria zum Alveus bei *Aepyprymnus* als den Alveusantheil der Commissura superior bezeichnet. Ich halte es jetzt für zweckmässiger, einfach von dem intraventriculären Alveus zu sprechen. Medialwärts, d. h. gegen den Sulcus fimbriodentatus hin geht die Fimbria in eine Faserschicht *t* über, welche ich in meiner 1. Monographie kurz als *t*-Antheil oder als den den Nucleus alvei medialwärts überziehenden Antheil der Commissura superior bezeichnet habe (p. 76). Da diese Faserschicht zu dem eingerollten Theil der Hippocampus-

formation in ganz demselben Verhältniss steht wie der intraventriculäre Alveus, so schlage ich jetzt vor, sie einfach als extraventriculären Alveus[1]) zu bezeichnen. Dabei ist es durchaus nicht nothwendig zu der complicirten Inversionshypothese von Elliot Smith, die Retzius etwas scharf als Hocuspocus bezeichnet hat, seine Zuflucht zu nehmen. Vielmehr genügt es, die längst bekannte Einrollung des Ammonshorns festzuhalten und die Thatsache zu constatiren, dass die Fimbria sensu strictiori, d. h. die freie Franse, an welcher sich die Tela chorioidea anheftet, sich nicht unmittelbar dem Sulcus fimbriodentatus anschliesst, sondern mehr oder weniger weit lateral von diesem vom schmalen Marklager der Ammonsformation sich ablöst.

Der extraventriculäre Alveus reicht bis zum Sulcus fimbriodentatus und mündet hier einerseits in den Hilus der schleifenförmigen Formation der Fascia dentata und andererseits bereits in die Commissura superior. Einzelne Fasern scheinen auch in die Molecularschicht der Fascia dentata überzugehen.

Die Verfolgung der Commissura superior auf weiter frontalwärts gelegenen Schnitten lehrt, dass jedenfalls alle Fasern dieser Commissur, wie dies nach Lage der topographischen Verhältnisse gar nicht anders möglich ist, entweder in das Gebiet der Fascia dentata oder in dasjenige der Ammonshornformation, also den Alveus gelangen. Bei Serie d überschreiten die letzten Fasern auf Objecttr. IX, Schn. 7 die Mittellinie. Ob einzelne Fasern auf dem Umweg über den Alveus oder die Fascia dentata das Pallium erreichen, lässt sich mit Hülfe von Frontalserien schlechterdings nicht entscheiden. Die Vereinigung der Fornixsäulen (des vorderen Ringbündels) mit der Commissura superior erfolgt auf Objecttr. IX, also in den frontalsten Ebenen der letzteren. Die Fornixbündel sind hier in dicke graue Massen eingelagert, welche einen besonderen Theil des Septumgraues ausmachen. Auf Objectr. VII scheinen sich auch die präcommissuralen Fornixfasern anzuschliessen. Diese Fornixfasern gelangen sämmtlich oder fast sämmtlich in den extraventriculären Alveus. Höchstens ganz vereinzelte Fasern könnten in den Hilus oder in die Molecularschicht der Fascia dentata gelangen.

Schliesslich möchte ich noch bemerken, dass ich an einzelnen Stellen sehr bestimmt die Ueberzeugung einer totalen Obliteration, also einer wirklichen Verwachsung der beiden Lippen der Fissura hippocampi gewonnen habe. Auch im parietalsten, zum Theil hakenförmig umgebogenen Abschnitt des Oberhorns (*Sh* in Fig. 19 u. 20) scheinen echte Obliterationsvorgänge vorzukommen.

Gehirn von Echidna nach einer Horizontalserie.

Ich knüpfe die Betrachtung unmittelbar an die beistehende **Fig. 21** an, welche Schnitt 1 des Objecttr. XXV der Horizontalserie darstellt. Zur Orientirung sei bemerkt, dass die Bezifferung mit den basalsten Schnitten beginnt. Der Objecttr. I enthält den basalsten, der Objecttr. CIII den parietalsten Schnitt. Im obersten Theil der Figur ist das Tuberculum olfactorium getroffen. Gegen das Rhinencephalon s. str. (Lobus piriformis) ist es durch die Fissura rhinalis medialis abgetrennt. Das Rhinencephalon selbst zeigt den Markbezug des Tractus olfactorius lateralis. Die laterale Grenze des Rhinencephalon bildet die Fissura rhinalis lateralis. Die 3 folgenden Furchen sind, wie eine mühsame Vergleichung der ganzen Serie ergeben hat, zu bezeichnen als S. antesylvius posterior, S. postsylvius anterior und S. postsylvius posterior. Dann folgt auf der Hinterfläche das Endstück der Fissura rhinalis lateralis, welches von dem Markbezug des Tractus olfactorius fast nichts mehr zeigt. Schliesslich findet sich dem Hirnstamm zugekehrt die Fissura hippocampi.

Im Bereich des Tuberculum olfactorium und des an das Tuberculum sich anschliessenden Nucleus accumbens sieht man zahlreiche längs verlaufende Bündel, die offenbar theils aus dem Tuberculum olfac-

1) Auf Fig. 19 u. 20 ist die Tela chorioidea nicht eingezeichnet, daher scheint die Faserschicht *t* im Seitenventrikel zu liegen.

torium, theils aus dem Nucleus accumbens entspringen. Je näher sie der Commissura anterior kommen, um so kürzer erscheinen sie getroffen. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass sie vor der Commissura anterior in eine mehr senkrechte Richtung umbiegen. Die precommissural fibres bilden vor der vorderen Commissur hier bereits ein sehr dichtes Geflecht.

Der Verlauf der vorderen Commissur ist auf Fig. 21 nur zum Theil zu überblicken. Die meisten Fasern erscheinen in der Nähe des Stabkranzes abgeschnitten und lassen sich erst in anderen Ebenen weiterverfolgen.



Fig. 21. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Echidna hystrix* unterhalb der Commissura media. Objecttr. XXV, Schn. I. PAL'sche Färbung. Vergr. reichlich 3 : 1.

In dem Grau hinter der vorderen Commissur sieht man zwei quergeschnittene Bündel [1]): ein intensiv schwarz gefärbtes, welches der Commissur ferner und zugleich mehr lateral liegt, und ein hellgrau gefärbtes, welches der Commissur näher und zugleich mehr medial liegt. Das erste Bündel bildet ein geschlossenes Querschnittsfeld, das zweite zerfällt in zum Theil ziemlich weit auseinanderliegende kleinere und grössere Bündelquerschnitte. Das zweite Bündel entspricht natürlich der Columna fornicis. Die Verfolgung des ersten Bündels ist basalwärts leider nicht mit voller Sicherheit durchzuführen; zum Theil scheint es sich basalwärts in die Decussatio hypothalamica anterior von GANSER zu ergiessen, zum Theil verliert es sich im seitlichen Grau des Infundibulum. Parietalwärts bietet die Verfolgung keine Schwierigkeiten. Die Fasern gehen alle oder fast alle in die Habenula über. Dabei sieht man aber fortwährend Fasern aus dem I. Bündel zur Fornixsäule sich absplittern. Da trotzdem das Querschnittsareal des I. Bündels fortgesetzt zunimmt, so ist man offenbar gezwungen, anzunehmen, dass fortgesetzt schleifenförmig die neu hinzukommenden Habenulafasern in die Fornixsäule abbiegen, wie dies schon p. 829 erwähnt wurde. Auf den Schnitten findet sich in der That, wenn man die Serie parietalwärts verfolgt, ein schwarzes Fasergewölk, welches den Querschnitt der Habenula mit dem Fornixquerschnitt verbindet. Der Fornixquerschnitt nimmt dementsprechend unausgesetzt an Mächtigkeit zu, doch heben sich die ihm zugeflossenen Habenulafasern noch immer durch dunklere Farbe ab. Auch liegen die Habenulafasern stets der vorderen Commissur nicht so dicht an, sondern etwas weiter occipitalwärts. Dies Verhältniss bleibt auch dann bestehen, wenn auf Objectträger LIX sich die Loslösung des Fornix von dem Thalamus vollzogen hat und damit auch der Zufluss von Fasern aus der Habenula zum Fornix aufgehört hat. Ausserordentlich deutlich sieht man auch auf vielen Schnitten Fasern aus dem Stratum zonale des Sehhügels zur Habenula ziehen.

Schwieriger ist die Deutung der Fasern, welche man auf Fig. 21 lateral von den soeben besprochenen Bündeln der Hinterfläche der Commissur unmittelbar anliegen sieht. Ich habe mich jedoch schliesslich überzeugt, dass es sich um das Kometenbündel handelt (vergl. p. 814, 819, 823, 836). Auf der Horizontalserie gelingt es auch ohne Schwierigkeit sein frontales Ende festzustellen. Seine Fasern ziehen nämlich schliesslich unter der vorderen Commissur frontalwärts und endigen im Nucleus accumbens bezw. im Tuberculum olfactorium. Damit ist der sehr merkwürdige Verlauf dieses Bündels wenigstens in den Hauptzügen klargestellt.

1) Von dem dritten ganz lateral gelegenen, ebenfalls sehr dunklen, der Commissur anliegenden Bündel wird später die Rede sein.

Die Stria terminalis (vergl. p. 836) reicht nicht bis in die Ebenen der Fig. 21 hinab, sie wird uns vielmehr erst auf Fig. 22 begegnen. Die Sonderung des Kometenbündels von der Stria terminalis, welche auf den Frontalserien nicht bis in die Commissurgegend gelungen war, lässt sich also auf den Horizontalserien mit aller Sicherheit durchführen.

Die noch weiter lateral hinter der vorderen Commissur gelegenen schräg frontolateralwärts ziehenden Fasern gehören dem unteren Sehhügelstiel an.

Das Fehlen einer inneren Kapsel tritt auf den Horizontalschnitten nicht so deutlich hervor wie auf den Frontalschnitten. Einzelne dichter zusammengeordnete Bündelquerschnitte zwischen dem Nucleus lenticulostriatus und dem Thalamus können sehr wohl als eine rudimentäre innere Kapsel aufgefasst werden. Der Stabkranz des Sehhügels durchbricht in getrennten, zum Theil sehr mächtigen Bündeln den Nucleus lenticulostriatus. Der breite Strom dunkler Fasern, welcher den Thalamus opticus quer durchsetzt, entspringt aus den parietalen und aus den seitlichen Theilen des Marklagers. Seine Fasern enden durchweg diesseits der Mittellinie. Ein Uebergang seiner Fasern in die Commissura media ist nicht nachzuweisen. Die letztere tritt auf XXVII auf und ist sehr mächtig, scheint aber ausschliesslich aus kurzen Fasern — von Thalamus zu Thalamus — zu bestehen.

Der helle Fleck, welchen man auf der Figur $^1/_2$ cm links von dem 3. Ventrikel sieht, ist die gelatinöse Substanz des Fasciculus retroflexus. Die quergeschnittenen Fasern des letzteren umgeben die gelatinöse Substanz ringförmig. Das longitudinale Verlaufsstück der Oculomotoriuswurzel tritt auf Objecttr. XIX medial vom Fasciculus retroflexus längsgetroffen auf (vergl. p. 811); erst auf Objecttr. XVII erfolgt die Umbiegung in den verticalen Schenkel, so dass dann von XVII ab bis zum Austritt (auf IX) die Oculomotoriuswurzel quergetroffen erscheint. Im Augenblick der Umbiegung aus der longitudinalen in die senkrechte Verlaufsrichtung (XVII) liegt die Oculomotoriuswurzel medial und caudal von dem Fasciculus retroflexus. Sie nähert sich dann diesem und ist ihm auf XV bereits so nahe gekommen, dass sie ihn von hinten berührt. Auf den nächsten Objectträgern, d. h. also den weiter basalwärts gelegenen Schnitten, wendet sie sich auf die laterale Seite des Fasc. retroflexus und bleibt dann, wie bekannt, bis zum Austritt lateral von ihm. Es bedarf kaum der Hervorhebung, dass diese eigenartige Ueberkreuzung ebenso gut auch als eine besondere Verlaufsweise des Fasciculus retroflexus beschrieben werden kann.

Der hintere Theil des Schnittes, welcher die vorderen Vierhügel getroffen hat, giebt mir zu weiteren Bemerkungen keinen Anlass. Ich mache nur auf die äusserst zahlreichen Radiärfasern aufmerksam, welche aus dem Vierhügelgrau in das Höhlengrau eintreten. Auch die Längsfaserzüge des Höhlengraus zwischen den hinteren Längsbündeln sind bemerkenswerth.

Fig. 22 stellt einen Schnitt dar, welcher durch die Commissura media fällt (Objecttr. XXXIII, Schn. 3). Die breite Faserkreuzung der letzteren hebt sich sehr scharf ab. Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten der Faserbündel caudal von der vorderen Commissur. Der schwarze Fleck ist wiederum die Habenula. Vor ihr und zugleich etwas medial liegt die Fornixsäule; sie stösst unmittelbar an die vordere Commissur. Lateral von der Habenula liegt ein etwas weniger dichter Bündelquerschnitt; er entspricht dem Kometenbündel. Während lateral von diesem auf Fig. 21 der untere Sehhügelstiel folgte, ist auf dem Schnitt der Fig. 22 dieser schon fast ganz verschwunden. Statt dessen findet man jetzt die Stria terminalis mit ihrer grauen Begleitsubstanz. Der hintere Contour der Commissura anterior erscheint auf der Figur an einer Stelle tief bogenförmig eingekerbt. Es ist dies nicht etwa ein Riss oder ein Blutgefäss, sondern an dieser Stelle dringt ein Bündel der Stria terminalis mitsammt grauer Begleitsubstanz in die vordere Commissur ein. Auch auf den vorhergehenden Schnitten findet man solche perforirende Bündel, namentlich

aber häufen sie sich auf den folgenden Schnitten. Theils sind es stärkere, theils schwächere Bündel. Sie durchsetzen die Commissur grösstentheils in senkrechter, zum Theil aber auch in leicht schiefer, d. h. lateralwärts abbiegender Richtung. Von den schiefen Fasern mögen einzelne, wie dies für andere Säuger behauptet worden ist, sich der vorderen Commissur anschliessen. Das Gros der Fasern, namentlich alle die Commissur senkrecht oder annähernd senkrecht durchsetzenden Fasern, gelangen, wie die Verfolgung der Serie lehrt, bestimmt in den Nucleus accumbens. Ob sie hier endigen oder zum Tuberculum olfactorium weiterziehen, bleibt dahingestellt. Mit Ausnahme dieser letzten Frage ist damit der Verlauf der Stria terminalis bei *Echidna* in den Hauptzügen festgestellt. Ich verweise dabei nochmals auf p. 826, 834, 836 u. 840.

Hinter der mittleren Commissur sieht man den 3. Ventrikel in den Aquäduct übergehen. Das Höhlengrau des letzteren ist von dem tiefen Mark umgeben. Das schwarz sich abhebende, in das Höhlengrau beiderseits vorspringende Bündel besteht aus kurz längsgetroffenen Fasern und gehört, wie die Verfolgung der Serie ergiebt, der hinteren Commissur an. Die Kreuzung ihrer Bündel in der Mittellinie kommt erst auf Objecttr. XLI zu Stande. Der helle Fleck frontal und lateral von der hinteren Commissur entspricht wiederum dem Fasciculus retroflexus. Die Faserung in der Furche, welche den vorderen Vierhügel begrenzt, gehört dem vorderen Vierhügelarm an. Sie ist auch auf Fig. 21 leicht zu identificiren.



Fig. 22. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Echidna hystrix* im Bereich der Commissura media. Objecttr. XXXIII, Schn. 3. PAL'sche Färbung. Vergr. 3,1 : 1.

Fig. 23 (Objecttr. XLVIII, Schn. 1) führt noch immer durch die vordere und durch die mittlere Commissur. Die Furchenanordnung ist noch etwa dieselbe wie auf Fig. 21.

Der Nucleus accumbens und das Tuberculum olfactorium sind schon stark reducirt. Letzteres ist durch die Septumformation von der medialen Wand schon ganz verdrängt. Frontal vom Tuberculum olfactorium und in Faserzusammenhang mit ihm liegt der Lobus olfactorius[1]). Das oberflächliche Septumbündel ist ausserordentlich faserreich.

Die Anordnung der Bündelquerschnitte hinter der vorderen Commissur hat sich etwas geändert. Die Fornixsäule und die Habenula zeigen noch immer die oben beschriebene Farbendifferenz und den ebenfalls schon erörterten Faserzusammenhang. Ihre Lage ist noch etwa dieselbe geblieben. Dagegen ist das Kometenbündel durch graue Substanz jetzt ganz von der vorderen Commissur abgedrängt worden. Diese graue Substanz ist noch zum Grau der Stria terminalis zu rechnen. Die Fasern der letzteren sind auf ihrem Weg durch die vordere Commissur in grosser Zahl sichtbar, hinter der vorderen Commissur findet sich auf dem abgebildeten Schnitt nur ein stärkeres vereinzeltes Bündel. Auf den folgenden Schnitten finden sich wieder mehr Faserbündel, welche zur Stria terminalis gehören. Selbstverständlich ist die Stria terminalis der Fimbria gegenüber im hinteren Theil des Schnittes zum zweiten Mal getroffen. Interessant ist die Einsprengung gelatinöser Substanz in das Striagrau. Noch weiter lateral finden sich noch immer

1) Bezüglich der Nomenclatur verweise ich auf meine Abhandlung in den Verh. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Amsterdam 24. Sept. 1904, p. 337, Anm. 2.

einzelne Bündel des unteren Sehhügelstiels, die zum Theil in ihrem weiteren Verlauf die vordere Commissur durchbrechen.

Sehr bemerkenswerth ist ein hellgrau erscheinendes halbmondförmiges Gebiet, welches sich gegen den hellen Nucleus lenticulostriatus sehr scharf, gegen den etwas dunkleren Thalamus weniger scharf abgrenzt. Auf Fig. 21 war dies Gebiet noch sehr klein, auf Fig. 22 war es durch die massenhaften, dicken Stabkranzbündel, von denen es durchsetzt wurde, etwas verwischt. Jetzt wird es nur noch von einzelnen, dünnen Bündeln durchbrochen, daher tritt es sehr deutlich hervor. Es besteht aus einem Maschenwerk grauer Substanz, in dessen Lücken allenthalben quergeschnittene Nervenfasern liegen. Wie schon zu Fig. 21 bemerkt wurde (p. 840), kann dies Gebiet sehr wohl als eine rudimentäre innere Kapsel aufgefasst werden. Die Berechtigung einer solchen Deutung liegt namentlich darin, dass die in dem Maschenwerk gelegenen Nervenfasern grösstentheils aus dem Hirnschenkel f u s s stammen. Will man das graue Maschenwerk durchaus einer der beiden grossen Ganglienmassen zurechnen, so kommt zweifellos nur die Zurechnung zu dem Nucleus lenticulostriatus in Betracht; denn die weitere Verfolgung der Serie ergiebt, dass die Stria terminalis zwischen dem fraglichen Gebiet und dem Thalamus hindurchzieht. Bekanntlich findet sich bis zu den höchsten Säugern hinauf ein ähnliches Netzwerk grauer Substanz zwischen Nucleus caudatus und Nucleus lentiformis im vorderen Schenkel der inneren Kapsel. Man könnte deshalb daran denken, das fragliche Gebiet bei *Echidna* als ein Homologon dieses Netzwerks des vorderen Kapselschenkels anzusehen. Hiergegen scheint mir nur die Thatsache zu sprechen, dass das fragliche Gebiet bei *Echidna* an den Thalamus angrenzt. Man könnte deshalb auch in Erwägung ziehen, ob das Gebiet nicht dem Globus pallidus, also den beiden inneren Linsenkerngliedern der höheren Säuger entspricht. Ich behalte die Entscheidung dieser Frage dem Schlusscapitel vor und will das Gebiet, um in keiner Weise zu präjudiciren, als Area reticulata intermedia bezeichnen. Basalwärts hängt dieses Gebiet continuirlich mit der Substantia reticulata pedis zusammen. Parietalwärts nimmt es sehr bald an Ausdehnung ab und verliert sich schliesslich (etwa auf Ojecttr. LXV) ganz in dem Nucleus lenticulostriatus. Die in dem Maschenwerk gelegenen quergeschnittenen Faserbündel rücken dabei immer weiter lateral und gelangen so in das Innere des Nucleus lenticulostriatus, woselbst sie sich unter den Stabkranzbündeln, welche diesen durchsetzen, verlieren bezw. der weiteren Verfolgung entziehen. Allerdings heben sie sich durch etwas hellere Farbe noch ziemlich lange von den übrigen Stabkranzbündeln ab. Fasst man die in die Area reticulata eingelagerten Bündel, wie oben angedeutet (p. 840 und 842), als innere Kapsel auf, so entsprechen sie wohl im Wesentlichen dem v o r d e r e n Kapselschenkel; der hintere Kapselschenkel fehlt fast ganz, wie dies bei der Verkümmerung der Pyramidenbahn begreiflich ist.

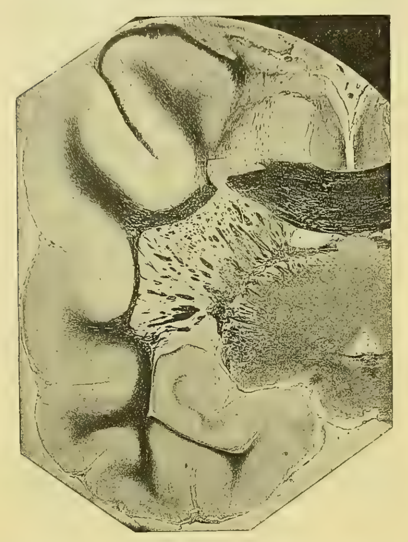


Fig. 23. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Echidna hystrix* im Bereich der Commissura media oberhalb ihrer Faserkreuzung. Objecttr. XLVIII, Schn. 1. PAL'sche Färbung. Vergr. reichlich 3 : 1.

Die Orientirung über die T h a l a m u s k e r n e ist auf Horizontalschnitten fast noch schwieriger als auf Frontalschnitten. Ohne NISSL-Präparate wird hier eine Aufklärung nicht zu erlangen sein. Die Commissura media enthält in diesem Niveau fast keine Kreuzungsfasern mehr. Das Lumen des Ventrikels vor

der Commissura media ist fünfeckig; hinter der Commissura media entspricht es etwa einem Kartenherz. Die Commissura posterior geht fliessend in die Dachkreuzung des vorderen Vierhügels über. Die gelatinöse Substanz des Fasciculus retroflexus ist in drei rundliche Haufen zerfallen, welche schleifenartig von lateral herantretenden Fasern umkreist werden. Der vordere Vierhügelarm findet sich noch an derselben Stelle wie auf Fig. 22.

Das Ammonshorn bietet nichts Neues. Ich hebe nur hervor, dass auch hier eine Fimbria im Sinne einer vorspringenden Franse fehlt.

Bezüglich des Marklagers ist der Massenvergleich mit der Rinde interessant. Das Marklager ist im Vergleich zu der sehr dicken Rinde schmal. Besonders gilt dies von dem hintersten medialsten Markstrahl. Ferner ist zu betonen, dass das Mark des Rhinencephalon hier schon fast ausser allem Zusammenhang mit dem übrigen Gehirn ist. Man sieht nur noch einzelne Bogenfasern zur benachbarten Windung des Pallium ziehen. Die für die vordere Commissur bestimmten Fasern erscheinen kurz abgeschnitten, da sich eine Brücke grauer Substanz vom Nucleus accumbens zum Nucleus lenticulostriatus hergestellt hat und die Verbindung des Rhinencephalon mit der Commissura anterior unterbrochen hat.

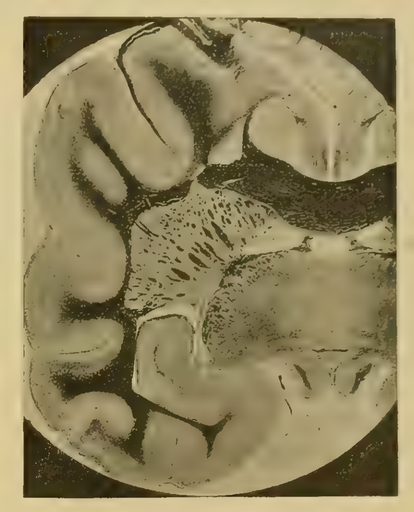


Fig. 24. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Echidna* nahe dem Scheitel der Commissura media. Objecttr. LVI, Schnitt 1. PAL'sche Färbung. Vergr. 3 : 1.

Fig. 24 (Objecttr. LVI, Schnitt 1) zeigt eine wesentliche Umgestaltung der topographischen Verhältnisse. Das Marklager der zwischen F. rhinalis lateralis und Sulcus antesylvius posterior gelegenen Windung zerfällt vorübergehend in zwei Markstrahlen. Mit dem geminalen Marklager (vergl. p. 826) hat diese Spaltung nichts zu thun. Jenes liegt vielmehr zwischen S. antesylvius posterior und S. postsylvius anterior und zeigt auf Horizontalschnitten keine Verdoppelung des Markstrahls.

Die Commissura anterior zeigt hier bereits ihren frontalwärts ziehenden Faserzug (vergl. p. 830), das sog. vordere Horn der Commissura anterior (auch unzweckmässig kurz Pars olfactoria s. bulbosa genannt). Es durchbricht den vorderen Theil des Nucleus lenticulostriatus bezw. des Nucleus accumbens. Auf den folgenden Schnitten nimmt seine Faserzahl sehr rasch zu. Es ergiesst sich dann aus der Commissura anterior ein breiter zusammenhängender Faserstrom frontalwärts, der sich dann gabelt, nämlich einerseits in das Marklager des Rhinencephalon eintritt, andererseits gegen die Fissura rhinalis medialis hinzieht. Die erstere Fasermasse, welche also weiter lateral liegt, steht wahrscheinlich durch Vermittlung der Ganglienzellen der Rhinencephalonrinde mit dem Tractus olfactorius lateralis zusammen. Die letztere Fasermasse, welche mehr medial liegt, s c h e i n t mit dem in der Fissura rhinalis medialis eindringenden Tractus olfactorius medialis d i r e c t zusammenzuhängen. Wahrscheinlicher ist mir, dass der Zusammenhang auch hier durch Zellen vermittelt wird. Zu diesen beiden Fasermassen kommen schliesslich noch zahlreiche Fasern, welche auf den folgenden Schnitten sich im Halbkreis medialwärts wenden und, den Nucleus accumbens umkreisend, zum Septum gelangen oder weiter frontalwärts ziehen, um in den Lobus olfactorius selbst einzutreten. Streng genommen, dürfen nur diese letzteren Fasern als Pars bulbosa bezeichnet werden. Ich unterscheide,

daher auch in Ergänzung der p. 830 gegebenen Uebersicht noch folgende Züge der Commissura anterior:

Zug zum Rhinencephalon (Lobus piriformis),
Zug zur Fissura rhinalis medialis,
Zug zum Septum pellucidum und
Zug zur Formatio bulbaris.

Leider ist der Lobus olfactorius der meisten Gehirne und so auch des in Horizontalschnitte zerlegten Gehirns nicht so gut erhalten gewesen, dass ich unbedingt zuverlässige Angaben machen könnte. Ich beschränke mich daher auf einige Bemerkungen. Besonders auffällig ist mir die tiefe Einbuchtung in der Schichtenanordnung, durch welche geradezu eine Verdoppelung der Formatio bulbaris vorgetäuscht wird. Die Glomeruli sind sehr verschieden an Grösse. Bei einzelnen steigt der Durchmesser auf 150 μ und mehr. Die Schicht der Mitralzellen, einschliesslich der Capa plexiforme interna von Ramón y Cajal, hat eine Dicke von etwa 100 μ. Die Dicke der Molecularschicht schwankt so sehr, dass ich auf Zahlenangaben verzichten muss. Die Körner heben sich durch gelbbräunliche Farbe zum Theil sehr deutlich ab. Der Durchmesser ihres Kerns misst 4—6 μ.

Die Bündel hinter der Commissura anterior sind noch vollzählig vorhanden. Der Commissur zunächst liegt das Fornixbündel, Columna fornicis, dann folgt die Uebergangsschicht zur Habenula, dann die Habenula selbst. An die Habenula schliesst sich lateral der langgezogene und in mehrere Bündel zerfallende Querschnitt des Kometenbündels an. In der grauen Substanz zwischen Nucleus lenticulostriatus und Globus pallidus kann man in ganzer Ausdehnung die Fasern der Stria terminalis von ihrer Ausgangslage gegenüber dem Ammonshorn bis zu ihrer Umbiegungsstelle an der vorderen Commissur verfolgen. Das weitere Schicksal des Fornixbündels gestaltet sich folgendermaassen. Je höher die Schnitte geführt sind, um so mehr erscheinen seine Fasern längsgetroffen (in frontooccipitaler Richtung). Zugleich treten mitten in ihrer Masse kleine Inseln grauer Substanz auf (z. B. LXV). Sobald auf Objecttr. LXVIII die Commissura anterior aus der Medianebene verschwunden ist, treten die Fasern des vorderen Ringbündels (vergl. p. 831—833), und zwar speciell diejenigen des tiefen Septumbündels, in grosser Zahl zu der Columna fornicis (d. h. zu dem hinteren Ringbündel) hinzu und verschmelzen mit ihr zu einer untrennbaren Masse. Damit ist der „Ring" geschlossen. Die Nester grauer Substanz sind hier schon mächtiger geworden. Zwischen der rechten und der linken Fornixsäule bleibt noch eine tiefe, occipitalwärts offene Rinne, aber die medialsten Fasern der beiden Säulen stossen doch bereits kurz abgeschnitten in der Mittellinie zusammen. Diese medialsten Fasern stammen übrigens zum Theil auch aus dem oberflächlichen Septumbündel. Auf einzelnen Schnitten (z. B. LXXI) ist ferner deutlich zu sehen, dass letzteres auch manche Fasern lateralwärts zur Hauptmasse des Fornix schickt. Auf LXXIII erscheinen die ersten Fasern der Commissura superior in der Mittellinie.

Das Schicksal der Fornixfasern nach ihrer Ankunft vor und unter der Commissura superior ist sehr schwer festzustellen. Als sicher betrachte ich, dass manche Fasern in der eingestreuten grauen Substanz ihr vorläufiges Ende finden, ferner dass manche die Commissura superior fast senkrecht durchziehen, und drittens dass neben ungekreuzt in die Querrichtung der Commissura superior umbiegenden Fasern auch gekreuzt verlaufende vorkommen. Dass die Commissura superior sich etwa nur aus solchen gekreuzten Fornixfasern zusammensetzt, ist auch bei *Echidna* ganz ausgeschlossen. Sehr bemerkenswerth ist auch, dass in bestimmten Höhen äusserst zahlreiche Fasern des oberflächlichen Septumbündels theils in senkrechter Richtung, theils namentlich in leicht lateral geneigter Richtung in die Commissura superior eindringen und sie durchflechten. Jedenfalls sind also auch die Fibrae perforantes der Commissura superior sehr verschiedener Herkunft. Auf LXXXII stellt sich die Verbindung der Commissura superior, von der

bisher nur das Mittelstück frei sichtbar war, mit der Fimbria resp. dem Alveus her. Sehr schwer ist es auch auf der Horizontalserie festzustellen, ob alle Fasern der Commissura superior in die Ammonsformation incl. Fascia dentata gelangen, oder ob einige im Alveus an der medialen Wand des Seitenhorns (Oberhorns) entlang bis zum Marklager des Pallium gelangen und in der Palliumrinde endigen (vergl. p. 838). Die Fasern der Commissura superior erscheinen nämlich schliesslich in der Medialwand des Seitenhorns kurz abgeschnitten und entziehen sich dann der weiteren Verfolgung. Immerhin lässt auch die Frontalserie jedenfalls die Möglichkeit offen, dass Fasern der Commissura superior doch ausserhalb des Ammonsgebietes enden.

Gehirn von Echidna nach einer Sagittalserie.

Da es sich hier nur um eine Nachlese und Ergänzung handelt, so habe ich mich auf die Abbildung zweier Schnitte beschränkt. Zur Orientirung schicke ich nur voraus, dass die ganze Sagittalserie 30 Objectträger umfasst. Jeder Objectträger beherbergt 4—18 Schnitte. Geschnitten ist nur eine Hemisphäre. Der Objectträger I enthält die lateralsten, der Objectträger XXX die medialsten Schnitte.

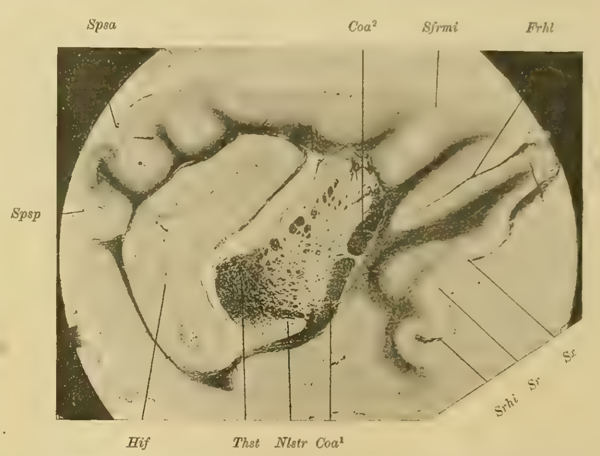


Fig. 25. Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Echidna hystrix*, Objecttr. XIV, Schnitt 3. Pal'sche Färbung. Vergr. reichlich 3 : 1. *Coa*¹, *Coa*² unterer und oberer Theil des Querschnitts der Commissura anterior. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis. *Hif* Hippocampusformation. *Nlstr* basaler Theil des Nucleus lenticulostriatus. *Sfrmi* Sulcus frontomarginalis inferior. *Spsa*, *Spsp* Sulcus postsylvius anterior und posterior. *Sr* Sulcus radialis. *Srh* S. rhinalis intermedius (praetemporalis). *Sx* Nebenfurche. *Thst* Faserung des Sehhügelstiels.

Fig. 25 [1]) (Objecttr. XIV, Schnitt 3) zeigt als Grenzfurche zwischen Pallium und Rhinencephalon wiederum die Fissura rhinalis lateralis. Ihre untere Lippe ist dicht mit der Faserung des Tractus olfactorius lateralis belegt. Der Schnitt liegt noch so weit lateral, dass er die Formatio bulbaris nur eben streift. Das Tuberculum olfactorium liegt weit medial von dem abgebildeten Schnitt. Die 3 Furchen an der Basis bezw. am vorderen Hang des Rhinencephalon sind der Sulcus radialis (am weitesten oben), der Sulcus rhinalis intermedius (vergl. p. 836, Anm. 1) und die p. 836 erwähnte Nebenfurche. Da der Sulcus rhinalis intermedius stets durch eine besonders starke Fasereinstrahlung ausgezeichnet ist, nehme ich an, dass die unterste der 3 Furchen ihn darstellt. In der grauen Substanz der Basis links vom Marklager des Rhinencephalon sieht man eine angeschnittene, nicht bis zur Oberfläche reichende Furche. Auf Objecttr. XIII ist sie bereits bis zur Oberfläche vorgedrungen. Die weitere Verfolgung der Serie ergiebt, dass es sich um das mittlere Stück der Fissura rhinalis lateralis handelt. Ein Blick auf Fig. 2 meiner 1. Monographie zeigt, dass Sagittalschnitte in dieser Gegend die Fissura rhinalis lateralis wegen ihres bogenförmigen Verlaufs zweimal treffen müssen.

Die Commissura anterior ist hier noch in mehrere Bündel zerfallen. Die obere Bündelgruppe ist mit *Coa*², die untere mit *Coa*¹ bezeichnet. Es lässt sich bei Verfolgung der Serie ausgezeichnet feststellen,

1) Die Stellung der Figur ist nicht genau horizontal, sondern etwas nach hinten geneigt.

dass der weitere Verlauf der Fasern ganz den Angaben auf p. 830 u. 843 entspricht. Die Zahl derjenigen Fasern, welche aus der Commissura anterior ununterbrochen in den Lobus olfactorius gelangen, ist jedenfalls relativ klein.

Die Furche, welche in parietaler Richtung auf die Fissura rhinalis lateralis folgt und mit *Sfrmi* bezeichnet ist, ist der Sulcus frontomarginalis inferior. Hieran schliesst sich ein ausgedehntes furchenfreies Rindengebiet. Alsdann folgen in kurzen Abständen drei Furcheneinschnitte. Die frontalste Furche ist nur undeutlich zu sehen und nicht bezeichnet: es ist der Sulcus antesylvius posterior. Die beiden anderen sind der Sulcus postsylvius anterior und der Sulcus postsylvius posterior. Bemerkenswerth ist der sehr dicke intracorticale Markstreifen, welcher die zwischen Sulcus postsylvius anterior und Sulcus postsylvius posterior gelegene Windung in der Regel auszeichnet (vergl. z. B. auch Fig. 22 und 26). Ich komme später auf diese Eigenthümlichkeiten zurück. Verfolgt man die Serie lateralwärts, also gegen Objecttr. I hin, so schiebt sich zwischen dem Sulcus frontomarginalis inferior und dem Sulcus antesylvius posterior noch der Sulcus antesylvius anterior ein. Ich habe schon in der 1. Monographie hervorgehoben, dass diese Furche oft schwach entwickelt und sehr variabel ist. Auf dem vorliegenden Gehirn ist überhaupt nur das laterale (untere) Stück der Furche gut entwickelt, das mediale verkümmert.

Die gesammte graue Masse, welche links von der Commissura anterior liegt, ist der Nucleus lenticulostriatus (die Bezeichnung *Nlstr* ist zu dem ventralsten Abschnitt gesetzt). Er wird von zahlreichen, auf der Figur quergetroffenen Stabkranzbündeln durchflochten, die theils zum parietalen Sehhügelstiel gehören, theils direct zum Hirnstamm ziehen. Die zusammenhängende Fasermasse, welche sich lateralwärts anschliesst und mit *Thst* bezeichnet ist, besteht im Wesentlichen aus der Faserung der Sehhügelstiele. Man sieht hier zwischen quergetroffenen Bündeln wellenförmige Züge längsgetroffener Bündel. Erstere gehören wohl grösstenteils zum parietalen, letztere ausschliesslich zum temporalen Sehhügelstiel. In dem hellen Bezirk oberhalb dieses Feldes an der Ventrikeloberfläche sieht man die Faserung der Stria terminalis. Die wellenförmigen Bündel berühren an einer Stelle die Commissura anterior, gehen aber nicht in sie über. Vielmehr lehrt die Verfolgung der Serie in lateraler Richtung, also gegen Objecttr. I hin, dass alle Bündel schliesslich die Commissura anterior durchbrechen und in breitem Strom (Objecttr. IX) in das ausgedehnte Windungsgebiet sich ergiessen, welches das untere Ende des Sulcus postsylvius anterior umgiebt. Hier ist also die Hauptendstätte bezw. Hauptursprungsstätte des temporalen Sehhügelstiels. Dabei darf ich daran erinnern, dass dieses Gebiet in seinem vorderen Abschnitt parietalwärts durch die Fissura Sylvii begrenzt wird, welche von Objecttr. IX ab sichtbar ist (natürlich lateralwärts, d. h. gegen Objecttr. I hin), während der hintere Abschnitt zum Theil dem beilförmigen Marklager (vergl. p. 826, 827, 830, 831) entspricht.

Die oberflächliche Faserung in der Decke des Ventrikels ist natürlich der Alveus. Die Hippocampusregion ist schräg getroffen. Die Bezeichnung ist an ihren unteren Schenkel gesetzt.

Die unterhalb des Nucleus lenticulostriatus occipitalwärts ziehenden, bis zur vorderen Commissur heranreichenden, längsgetroffenen Faserzüge hatten sich auf den Frontalserien nicht so deutlich hervorgehoben. Sie stammen sämmtlich oder wenigstens grösstentheils aus der vorderen Commissur und bilden den basalsten Theil der Capsula externa.

Fig. 26 (Objecttr. XVIII, Schnitt 3) zeigt noch ähnliche Furchungsverhältnisse wie Fig. 25. Nur ist der Sulcus frontomarginalis inferior fast verschwunden. Der Sulcus antesylvius anterior ist oben angedeutet. Der Sulcus radialis und seine Nebenfurche sind nicht mehr sicher zu erkennen. Der Sulcus rhinalis intermedius ist noch besser ausgeprägt: oberhalb des Sulcus rhinalis intermedius ist die Fissura

rhinalis medialis erschienen. Das mit *Rh'* bezeichnete Marklager entspricht dem nach vorn gekehrten Theile des Rhinencephalon.

Die Ammonsformation erscheint weniger schräg getroffen. Der Seitenventrikel ist mit *Vl* bezeichnet.

Da der Schnitt schon medial von der grossen Curvatur der Fissura rhinalis lateralis liegt, so ist letztere in ihrem basalen Verlaufsabschnitt überhaupt nicht getroffen. An dem Lobus olfactorius ist bereits die Formatio bulbaris zu erkennen. Die Faserung des Tractus olfactorius ist mit *Tro* bezeichnet.

Der Querschnitt der Commissura anterior ist erheblich breiter geworden. Die graue Masse vor ihrem Querschnitt ist der Nucleus accumbens, und zwar sein lateralster Abschnitt. Zum Vergleich wäre etwa Objecttr. VII, Schn. 10 der Frontalserie d heranzuziehen (vergl. Fig. 18, welche einen nahegelegenen Schnitt darstellt). Die schwarze Markmasse, welche den Nucleus accumbens basalwärts bekleidet und sich gegen die Fissura rhinalis verfolgen lässt, ist zum grössten Theile die mediale Ausstrahlung des Tractus olfactorius im Bereich der medialen Rhinalfurche. Der oberflächliche Riechfaserbelag reicht basalwärts noch bis weit in den Bereich von *Rh'*, parietalwärts endet er ziemlich scharf im Grund der Fissura rhinalis lateralis.

Der Nucleus lenticulostriatus ist bereits sehr verschmälert. Das Gebiet, welches mit *Ari* bezeichnet ist, ist die Area reticulata intermedia, welche nach p. 842 vielleicht dem Globus pallidus homolog ist. Die graue Masse, welche dieses Feld umgiebt, ist bereits der Thalamus. Seine Grenze gegen den Nucleus lenticulostriatus liegt genau da, wo der mit *Vl* markirte Strich endigt. Der schwarze Fleck, welcher hier an der Oberfläche liegt, ist das Bündel der Stria terminalis. Der schwarze Fleck an der hinteren oberen Thalamusecke ist ein Blutgefäss. Im Basaltheil des Hirnstammes ist schon die seitliche reticulirte Substanz des Hirnschenkelfusses getroffen. Das ventral sich anschliessende Grau dürfte der Mandel entsprechen, welche jedoch von den medialsten basalsten Theilen des Nucleus lenticulostriatus nicht scharf abzugrenzen ist (vergl. p. 834).

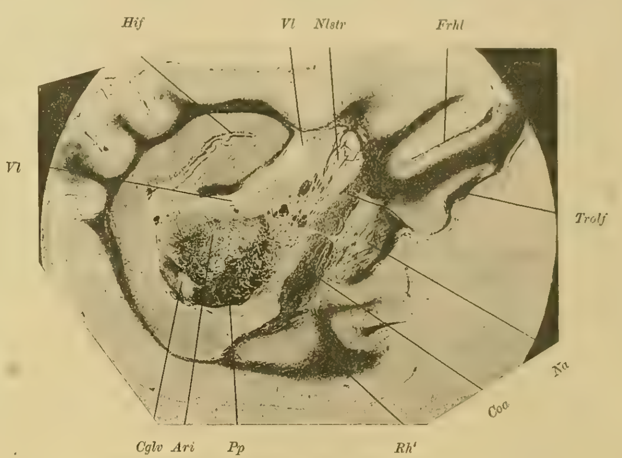


Fig. 26. Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Echidna hystrix*. Objecttr. XVIII, Schnitt 3. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3 : 1. *Ari* Area reticulata intermedia. *Cglv* Corpus geniculatum laterale ventrale. *Coa* Commissura anterior. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis. *Hif* Hippocampusformation. *Na* Nucleus accumbens. *Nlstr* Nucleus lenticulostriatus. *Pp* Fasern des Pes pedunculi. *Rh'* Rhinencephalon (frontalwärts gekehrter mittlerer Theil). *Trolf* Tractus olfactorius. *Vl* Seitenventrikel.

Besonders interessant ist dann noch die Umgebung des mit *Cglv* bezeichneten Gebiets. Aus der Verfolgung der Serie und aus dem Vergleich mit der Frontalserie ergiebt sich, dass es sich um das Corpus geniculatum laterale ventrale handelt. Zum Vergleich ist Fig. 9 (p. 810) heranzuziehen. Der schmale Faserzug links von *Cglv* ist der Tractus opticus, die schwarze Fasermasse rechts der lateralste Theil des Hirnschenkelfusses. Das Bündel, welches von *Cglv* nach links oben aufsteigt, ist das Kometenbündel. Seine Untersuchung auf der Sagittalserie bestätigt die Ergebnisse des Studiums der Frontalserie durchaus (vergl. namentlich p. 814, 819, 823, 836, 839). Die meisten seiner Fasern scheinen jedenfalls in der Substantia nigra zu endigen. Auch das „Nachzugsbündel" lässt sich auf der Sagittalserie wiederfinden.

Für die Frage des Verlaufs der Faserung der Commissura superior hat leider auch die Sagittalserie keine ausreichende Aufklärung gebeben.

Histologische Bemerkungen.

Die Conservirung des mir zur Verfügung stehenden Materials gestattete feinere histologische Untersuchungen nicht. Ich muss mich daher auf einige wenige Bemerkungen beschränken.

Studirt man den **Bau der Grosshirnrinde** zunächst im frontalsten Theile des Gehirns auf einem Nissl-Schnitt, welcher an der Basis noch im Bereich der Formatio bulbaris liegt (Objecttr. II), so findet man speciell in dem Gebiet zwischen Mantelrand und Sulcus frontomarginalis superior auf den ersten Blick nur 3 Schichten:

1) eine sehr dünne Molekularschicht,

2) eine sehr dicke, grosszellige Schicht und

3) eine sehr dünne Schicht tangential gestellter Spindelzellen.

Die Dicke der ersten Schicht beträgt ca. 130 μ, diejenige der zweiten bis zu $1^1/_2$ mm. Für die dritte Schicht ist eine einigermaassen bestimmte Angabe nicht möglich, da sie sich zu unbestimmt in das Marklager verliert. Bei öfterer und genauerer Betrachtung gelangt man dazu, innerhalb der zweiten Schicht doch noch mehrere Lagen zu differenziren, nämlich eine dünne oberflächlichere Lage dichtgedrängter, mittelgrosser Zellen und eine tiefere Lage weniger dichtgedrängter grösserer Zellen, deren Grösse übrigens mit der Tiefe erst zu- und dann wieder abnimmt.

Die Zellformen zeigen in allen Schichten wenig Charakteristisches. In der ersten (oberflächlichen) Lage der zweiten Schicht findet man auffällig viel umgekehrte Pyramiden, also Pyramiden, deren Spitze markwärts gerichtet ist. Ihre grösste (basale) Breite beträgt 12 μ, wovon 9 μ auf den Kern kommen. In der zweiten (tiefen) Lage der zweiten Schicht sind regelrechte Pyramiden häufiger; etwas selten findet man umgekehrte Pyramiden, dann findet man vielfach mark- und oberflächenwärts sich sehr rasch verjüngende Spindelformen, ferner Retortenformen, Kartencarreauformen u. s. f. Die kleineren Elemente erscheinen fast rein rund oder polygonal. Die Breite der grössten Zellen steigt bis über 18 μ. Die Zellen der Spindelzellenschicht sind durch ihren sehr schmalen Leib ausgezeichnet. Bemerkenswerth ist, dass in der zweiten Schicht oft 2 oder 3 Zellen fast klettenartig an einander hängen. Es ist mir nicht gelungen, nachzuweisen, dass die kleinen Zellen etwa im Sinn einer inneren Körnerschicht irgendwo sich zu einer besonderen Lage dichter ansammeln. Man kann nur sagen, dass sie mit zunehmender Tiefe in der zweiten Schicht an Zahl etwas zunehmen.

Wendet man sich nun in derselben Frontalebene zu lateraleren Rindengebieten, so ist wenigstens eine Aenderung der Architektonik mit Sicherheit festzustellen. Ziemlich plötzlich verbreitert sich die Molekularschicht etwas (NB. ohne entsprechende Breitenzunahme der übrigen Schichten), zugleich wird die oberflächliche Lage der zweiten Schicht streckenweise unkenntlich, und ihre tiefe Lage verliert die dichten grossen Zellen, welche für den medialen oberen Rindenbezirk so charakteristisch waren. Dieser neue Typus scheint nun bis zur F. rhinalis lateralis unverändert zu bleiben.

Von der F. rhinalis lateralis ab, und zwar deutlich erst im Bereich ihrer unteren Lippe, gestaltet sich das architektonische Bild wieder etwas um. Die eigenthümliche oberflächliche Lage der zweiten Schicht fehlt auch hier. Die zweite Schicht besteht im Wesentlichen aus ziemlich dichtgedrängten, mit ihrer Längsaxe zur Oberfläche senkrecht gestellten, zum Theil auffällig schmalen, aber langen Spindelzellen. Rundliche Elemente sind seltener, polygonale finden sich nur in der innersten Lage etwas zahlreicher. Im basalen Theil des Rhinencephalon erfolgt namentlich insofern eine erhebliche Modification, als an der Grenze der

ersten und zweiten Schicht weitgestellte, unregelmässig orientirte, auffällig grosse, unregelmässig polygonale Zellen auftreten. Auf den folgenden Objectträgern prägt sich diese Lage noch deutlicher aus. Sie reicht hier, allerdings an Zellzahl abnehmend, bis zum Grund der Fissura rhinalis lateralis.

Auf Frontalschnitten, welche etwas weiter occipitalwärts gelegt sind, also das Tuberculum olfactorium oder die Substantia perforata anterior passiren, ändert sich die Topik des architektonischen Bildes kaum.

Zum Studium des Rindenaufbaues im Parietal- und Occipitalgebiet stand mir eine nach Nissl gefärbte, übrigens auch das Frontalgebiet umfassende sagittale Schnittserie zur Verfügung. Ich lege diese den folgenden Erörterungen zu Grunde. Auf einem der Medianfläche nahe liegenden Schnitt fällt zuerst der Unterschied der Rindenarchitektonik der Oberlippe der Fissura rhinalis lateralis von derjenigen ihrer Unterlippe auf. In der Unterlippe fehlt die oberflächliche Lage dichtgedrängter Zellen der zweiten Schicht fast ganz, während sie in der Oberlippe schon sehr gut ausgesprochen ist. Man kann, wenn erst durch längeres Studium der Blick geschärft ist, in der Oberlippe 6 Schichten unterscheiden:

1) Molekularschicht,
2) Schicht der dichtgedrängten oberflächlichen Zellen,
3) zellarme Schicht,
4) Schicht der grossen tiefen, grösstentheils pyramidenförmigen Zellen,
5) Schicht kleiner polygonaler Zellen,
6) Schicht spindelförmiger Zellen.

Im Folgenden sollen diese Schichten, die — bald stärker, bald weniger stark entwickelt — allenthalben wiederkehren, immer kurz mit den entsprechenden arabischen Ziffern bezeichnet werden. Die Zellen der Schicht 2 sind im Durchschnitt 10 μ breit und 20—24 μ lang. Ihre Längsaxe steht senkrecht zur Oberfläche. Die Schicht 3 enthält theils kleinere Repräsentanten der Schicht 2, theils kleinere Repräsentanten der Schicht 4. Die Zellen der Schicht 4 sind, wie schon erwähnt, grösstentheils pyramidenförmig. Die Spitze der Pyramide ist gegen die Oberfläche gerichtet. Die Breite beträgt im Mittel 14 μ, die Länge 28 μ; doch ist die Bestimmung der letzteren, da die Spitze allmählich in den Spitzenfortsatz übergeht, sehr unsicher. Der Durchmesser des Kerns beträgt 7—8 μ. In der Schicht 5 findet man neben polygonalen Zellen auch kleine, schräg verzogene Pyramidenzellen. Die Schicht 2 entspricht offenbar der äusseren Körnerschicht von Meynert. Die Homologie der übrigen Schichten, mit Ausnahme der sechsten Schicht, die bekanntlich bei allen Säugern wiederkehrt[1]), ist nicht ohne weiteres gegeben und wird daher erst im vergleichenden Abschnitt besprochen.

Verfolgt man nun den Rindenbau von der Oberlippe der F. rhinalis lateralis aus in occipitaler Richtung auf demselben Sagittalschnitt, so ist bis zum Einschnitt des Sulcus antesylvius anterior eine erhebliche Aenderung nicht zu bemerken. Im Bereiche der letztgenannten Furche fällt eine stärkere Häufung der Zellen der vierten Schicht auf. Eine Kaliberänderung ist mit dieser Häufung nicht verbunden. Hierauf bleibt derselbe Typus bis zum Grund des Sulcus postsylvius anterior fast gleichmässig bestehen. Von der hinteren Lippe dieses Sulcus[2]) ab occipitalwärts ist die Zahl der grossen Zellen der vierten Schicht auffällig reducirt. Diese Reduction ist namentlich in dem Windungsgebiet zwischen Sulcus postsylvius anterior und Sulcus postsylvius posterior sehr auffällig. Hier finden sich erheblich weniger grosse Zellen in der vierten Schicht als beispielsweise in der Oberlippe der F. rhinalis lateralis. Schon in der vorderen

---

1) Solche Spindelzellenformationen findet man überhaupt sehr oft an den Grenzen von grauer und weisser Substanz. So ist z. B. auch der Querschnitt der Columna fornicis von solchen spindelförmigen Zellen umgeben.

2) Für Nachuntersucher bemerke ich zur Orientirung, dass der Querschnitt des Sulcus antesylvius anterior spitz zuläuft, während derjenige des Sulcus antesylvius posterior eine allerdings schmale Grundfläche in seiner Tiefe zeigt; im Sulcus postsylvius anterior findet sich ein stärkeres Blutgefäss.

(oberen) Lippe des Sulcus postsylvius posterior kehren architektonische Verhältnisse wieder, welche von denjenigen der Oberlippe der Fissura rhinalis lateralis im Frontaltheil kaum zu unterscheiden sind.

Verfolgt man nunmehr die architektonischen Verhältnisse der Rinde auf den folgenden Schnitten der Serie, also lateralwärts weiter, so erhebt man allenthalben denselben sehr charakteristischen Befund: In dem Windungsgebiet zwischen S. postsylvius anterior und S. postsylvius posterior ist die vierte Schicht relativ verkümmert. Eine scharf abgegrenzte und scharf charakterisirte motorische Riesenpyramidenregion vermochte ich nicht aufzufinden, ebensowenig ist es mir gelungen, die charakteristische Schichtung der Calcarinarinde (Spaltung der sog. inneren Körnerschicht in 2 Lagen) mit ausreichender Sicherheit nachzuweisen. In bin jedoch fortgesetzt noch mit Untersuchungen in dieser Richtung beschäftigt. Ich mache daher hier nur noch kurz auf die eigenthümlichen oberflächlichen Zellnester der äusseren Lippe der Fissura hippocampi aufmerksam, an deren Stelle erst in der Tiefe der Furche die enggeschlossene Reihe der Doppelpyramiden der Ammonsformation tritt. Auch die grossen, sehr zerstreuten, jeder bestimmten Orientirung entbehrenden Zellen innerhalb der Festungsfigur der Fascia dentata sind sehr bemerkenswerth.

Die Markfaserarchitektonik der Grosshirnrinde bietet ebenfalls einige interessante histologische Einzelheiten. Ich lege der Beschreibung zunächst die zwischen Sulcus postsylvius anterior und Sulcus postsylvius posterior gelegene Windung zu Grunde, auf deren Markreichthum schon p. 846 hingewiesen wurde. Man unterscheidet hier zunächst eine mächtige Schicht oberflächlicher Tangentialfasern. Mit Ausnahme des Rhinencephalon zeigt keine andere Gegend des *Echidna*-Gehirns eine auch nur annähernd gleich starke Entwickelung dieser Schicht. Sie ist ca. 60—70 μ dick. Ganz besonders faserreich ist sie in der zur Windung gehörenden Lippe des Sulcus postsylvius anterior und des S. postsylv. posterior. Der Gegensatz zu der viel faserärmeren Zonalschicht der gegenüberliegenden Lippe der Nachbarwindung ist hier besonders auffallend. Ein zweiter, zur Oberfläche ebenfalls paralleler, noch stärker ausgeprägter Markstreifen, welcher schon dem blossen Auge sich sofort zu erkennen giebt und p. 846 bereits erwähnt wurde, nimmt etwa das vierte Fünftel der Rindendicke ein (das oberflächlichste Fünftel wird als erstes gezählt). An einzelnen Stellen reicht er noch in das dritte Fünftel hinein. Die Markstrahlen lassen sich zum Theil bis in das zweite Fünftel verfolgen. Der in Rede stehende Markstreifen liegt also durchaus interradiär. Die dichteste Anhäufung grosser Ganglienzellen fällt etwa mit dem Markstreifen zusammen. Es liegt nach allen diesen Merkmalen ziemlich nahe, ihn mit dem äusseren BAILLARGER'schen bezw. VICQ D'AZYR'schen Streifen homolog zu setzen. Ausser den soeben geschilderten dichten Faserstreifen findet man allenthalben ein lockeres Faserwerk, das man entsprechend den Bezeichnungen EDINGERS in ein interradiäres und superradiäres Flechtwerk eintheilen kann. Auch diese Flechtwerke können im Vergleich zu den meisten niederen Säugern als sehr stark bezeichnet werden.

Die übrigen Hirnwindungen zeigen im Wesentlichen wohl denselben Typus. Zonalschicht und äusserer BAILLARGER'scher Streifen kehren überall wieder, sind jedoch viel weniger stark entwickelt. Bald tritt jene, bald dieser mehr zurück. Ob auch hierin eine topographische Gesetzmässigkeit besteht, wage ich bei der Geringfügigkeit der Differenzen und der kleinen Zahl meiner Gehirne nicht zu entscheiden.

Einen wesentlich verschiedenen Typus bietet natürlich die Ammonsformation und das Rhinencephalon dar. Die erstere zeigt etwa dieselben Verhältnisse wie z. B. bei den Rodentiern. Das Rhinencephalon zeigt eine äusserst dicke Oberflächenschicht, welche bekanntlich aus den Fasern des Tractus olfactorius besteht. Aus der oberflächlichen Schicht zweigen nun fast senkrecht zur Oberfläche ins Innere dicke Faserbüschel ab. Ein ausgeprägter äusserer BAILLARGER'scher Streifen fehlt. Vielmehr wird die ganze Dicke der Rinde von einem sehr dichten Faserwerk durchzogen, in welchem je nach der Schnittrichtung

(frontal, sagittal etc.) schräger, tangentialer Verlauf u. s. f. vorherrscht. Ich hoffe auf diese Befunde an anderer Stelle ausführlicher zurückzukommen.

Fast noch merkwürdiger als der Bau der Grosshirnrinde ist derjenige der **Kleinhirnrinde.** Die PURKINJE'schen Zellen sind durchschnittlich etwa 28 μ breit. Die baumförmige Ausbreitung des Hauptdendrits lässt sich zuweilen bis fast zur Oberfläche verfolgen. Die Fasern des Marklagers bilden einen äusserst dichten Filz in der inneren Körnerschicht (rostfarbenen Schicht), der sich nur gegen die PURKINJE'schen Zellen hin im Bereich einer schmalen Zone etwas lichtet. In ganz auffälliger Weise entwickelt sich nun oberhalb der PURKINJE'schen Zellen und zum Theil schon zwischen ihnen ein neues Faserflechtwerk, welches — allerdings in abnehmender Dichtigkeit — vier Fünftel der sogenannten Molecularschicht einnimmt, also nur das oberflächlichste Fünftel fast ganz frei lässt. Theils handelt es sich um feine aufsteigende Fasern, theils um schräg und tangential verlaufende Fasern [1]).

Zur Histologie der Formatio bulbaris (olfactoria) kann ich auf Grund der NISSL-Serien noch einiges nachtragen. Die Mitralzellen bilden keine geschlossene Reihe an der inneren Grenze der Molecularschicht wie bei dem Kaninchen, sondern liegen wenigstens in vielen Gegenden ziemlich unregelmässig zerstreut in der ganzen sogenannten Molecularschicht. Ei- und Spindelformen überwiegen. Die Orientirung ist unregelmässig, meist schief zur Oberfläche. Der Breitendurchmesser (also der kleinere Durchmesser) beträgt durchschnittlich etwa 15 μ, der Durchmesser des Kerns 11 μ, derjenige des Kernkörperchens 2—2½ μ. Die Tigroidkörper zeigen vielfach eine ausgesprochene Tendenz zur Stäbchenform. Ausserordentlich gut ausgeprägt sind auch die „äusseren oder peripherischen Pinselzellen" RAMÓN Y CAJAL's (kleine Pinselzellen KÖLLIKER's). Sie liegen zwischen den Glomeruli, zum Theil auch einwärts von ihnen. Ihr Zellkern ist ausnahmsweise fast so gross wie derjenige der Mitralzellen, meist jedoch sehr viel kleiner. Der Zellleib ist erheblich dürftiger. Die Spindelform scheint zu überwiegen. Das Tigroid ist meist auf Kernkappe oder Kernkegel beschränkt. Die Körnerzellen liegen äusserst dicht gedrängt. Ein Zellleib ist auf meinen Präparaten kaum wahrzunehmen. Der Durchmesser des Kerns beträgt im Mittel 5 μ, derjenige des Kernkörperchens 1½ μ. Der Kern ist von einem dunklen Ring umgeben (NISSL-Färbung), der als Kernmembran oder als sehr eng anliegende Kernkappe gedeutet werden kann. Zum Faserverlauf der Formatio bulbaris vermag ich zur Zeit nichts hinzuzufügen.

II. Faserverlauf im Gehirn von Ornithorhynchus.

Ich bezeichne die drei Hauptserien kurz als a, b und c und beschränke mich im Wesentlichen auf die Darstellung der Frontalserie b. Auf die anderen Serien werde ich nur hier und da zur Ergänzung eingehen. Die Schnittrichtung der Serie c ist übrigens ziemlich stark horizontal geneigt.

Bezüglich des **Rückenmarks** verweise ich auf Fig. 36 meiner 1. Monographie. Die graue Substanz zeigt — wenigstens in dem mir allein zugänglich gewesenen oberen Halsmark — schlankere Formen als bei *Echidna*. Das Vorderhorn erscheint einfach kolbig. Der dorsolaterale Winkel springt durchaus nicht stets so deutlich hervor wie auf Fig. 36. Die Ganglienzellen liegen nicht zu charakteristischen Gruppen vereinigt. Immerhin fällt auf, dass die grösseren sich ventralwärts zusammendrängen. Auch in der Mitte des Vorderhorns findet man noch regelmässig einige grössere. Im Halstheil des Vorderhorns werden sie spärlich. Der

1) Dieser Faserreichtum der Molecularschicht des Kleinhirns der Aplacentalier ist auch KÖLLIKER aufgefallen (Festschr. f. LUCIANI, mir nur als Sep.-Abdr. zugänglich).

Durchmesser der grössten Zellen beträgt 50—70 μ [1]). Der Contour des Kerns war leider meistens so verschwommen, dass ich auf Messungen verzichten musste. Der Durchmesser des Kernkörperchens der grössten Zellen betrug $5\frac{1}{2}$ μ.

Das Hinterhorn ist sehr lang. Seine mediale Kante verläuft fast geradlinig. Der Angulus cap. post. springt nur sehr wenig vor und liegt relativ weit central. Die Anschwellung der Substantia Rolandi ist mit ihrer Hauptmasse in den Seitenstrang hineingewölbt. Auch zieht sie sich an der lateralen Kante des Hinterhorns weiter gegen den Hinterhornhals hin als an der medialen Kante. Ihre grösste Breite beträgt ca. 140 μ. Die Zonalschicht ist sehr dünn. Ein gliöser Apex fehlt ganz. Eine sehr deutliche LISSAUER'sche Zone von ca. 40 μ durchschnittlicher Breite verbindet den Hinterstrang mit dem Seitenstrang (Urankarminpräparate). Der Hinterwurzeleintritt vollzieht sich in der typischen Weise theils durch die LISSAUER'sche Zone hindurch, theils medial von ihr. Der einspringende Winkel des Seitenstrangs ist wenig ausgesprochen. Die laterale Kante des Vorderhorns setzt sich fast ohne Einbuchtung bis zum Hals des Hinterhorns fort. Der Processus reticularis ist daher sehr dürftig entwickelt. Ueber die Zellen des Hinterhorns geben meine Präparate leider keine klare Auskunft.

Der Hinterstrang ist durchaus unpaar angelegt. Ein Sulcus medianus posterior fehlt ganz, ein Septum medianum posterius ist hier und da kaum eben bruchstücksweise angedeutet. Nach der Faseranordnung und dem Faserkaliber kann man im Hinterstrangsgebiet drei Zonen unterscheiden: eine ventrale, in der dicht gestellte, mittelgrobe Fasern absolut vorherrschen, eine mediane, keilförmige Zone, welche vorzugsweise sehr feine, ziemlich dicht gestellte Fasern zeigt, und endlich eine laterale, welche vorzugsweisse aus gröberen locker gestellten Fasern besteht. Die zweite Zone reicht mit ihrer Keilbasis bis zur Peripherie und ist gegen die dritte bald mehr, bald weniger deutlich durch ein Septum paramedianum posterius abgegrenzt. Es steht kaum etwas im Wege, die zweite Zone als GOLL'schen, die dritte als BURDACH'schen Strang zu bezeichnen. Im Seitenstrang fehlt eine der Kleinhirnseitenstrangbahn entsprechende Formation anscheinend vollkommen. Man findet vielmehr in seiner Peripherie eine Zone sehr feiner, dicht gestellter Fasern. Dann folgt ein Gebiet mittelstarker, locker gestellter Fasern, die sich gegen die graue Substanz zu sichtlich verdichten. Im Vorderstrang herrschen sehr grobe Fasern allenthalben sehr entschieden vor. Die Commissura alba und die intracentralen Commissuren sind gut entwickelt.

Fig. 27 stellt einen Frontalschnitt der Medulla oblongata dar (Objecttr. IV, Schnitt 10). Das Corpus restiforme ist eben erst mit dem Kleinhirn in Zusammenhang getreten. Der Schnitt liegt etwa zwischen Fig. 2 und 3 der KÖLLIKER'schen Abhandlung. Der Centralkanal ist schon lange geöffnet [2]).

Die mächtige eiförmige Vorwölbung an der ventromedialen Ecke des Schnittes ist die Eminentia trigemini (*Etr*). Ihrer kolossalen Entwickelung und ihrer Verschiebung auf die Ventralfläche verdankt die Oblongata von *Ornithorhynchus* ihr ganz sonderbares makroskopisches und mikroskopisches Aussehen [3]). Aussen ist die Eminentia trigemini von Nervenfasern in dicker Schicht (Stratum transversum basale) um-

1) Vergl. hierzu und über die Messungsmethode meine Hirnanatomie, Teil I, Jena 1899, p. 130.

2) Höchst interessant ist die von mir schon in der 1. Monographie als Stratum transversum dorsale beschriebene Querfaserschicht, welche sich über den spinalsten Theil der Rautengrube bezw. proximalsten Abschnitt des Centralkanals hinweglegt (*Strd* auf Fig. 35). Sie zum Obex zu rechnen, wie E. SMITH zu thun scheint, ist ganz unzweckmässig. Die Untersuchung dieser Schicht auf den Serien klärt ihre Bedeutung nicht völlig auf. Zeitweise dachte ich an eine Kreuzung der Vagoaccessoriusfasern nach Analogie der Kreuzung der Trochlearisfasern im Velum medullare anterius (natürlich jedoch nur partiell). Schliesslich bin ich jedoch zu dem Ergebniss gekommen, dass es sich lediglich um eine Fortsetzung der Commissura intracentralis posterior handelt (vergl. meine Rückenmarksanatomie, p. 203), welche allerdings hier nicht mehr aus dem Hinterhorngebiet, sondern aus dem Kerngebiet des Vagoaccessorius hervorgeht. Unterhalb des Centralkanals, bezw. auf dem Rautenboden liegt zunächst die „Commissur" des Hypoglossuskerns und ventral von dieser die zerstreute Pyramidenkreuzung.

3) Die Eminentia trigemini wurde daher von OWEN fälschlich für die Eminentia olivaris gehalten. MECKEL beurtheilte ihre Bedeutung bereits richtig. In der 1. Monographie folgte ich noch der OWEN'schen Bezeichnung. In meinem Aufsatz im Anat. Anz., 1897, No. 6, p. 173 habe ich bereits die richtige Deutung gegeben.

gürtet. Auf dem abgebildeten Schnitt sind sie leider lädirt, so dass man nur die den obersten Theil der Eminentia trigemini (*Etr'*) umkleidenden Fasern sieht.

Rechts und links von der Raphe (*R*) sieht man eine dunkle Fasermasse, welche weder dorsal noch ventral ganz scharf abgegrenzt ist. Es ist dies die mediale Schleife. Ventralwärts von der medialen Schleife sollte man die Pyramidenbahn erwarten. In der That findet man rechts und links von einem breiten medianen, in der Fortsetzung der Raphe gelegenen Gliazapfen ein lichtes querovales Feld (*qoF*), welches neben Gliainseln auch spärliche quergeschnittene Nervenfasern enthält. Ich habe schon im Jahre 1897 hervorgehoben, dass den beiden Monotremen eine Pyramidenkreuzung im gewöhnlichen Sinne fehlt, und dass sie durch zerstreute Kreuzungen kleiner Bündel in der Raphe vertreten wird. Die Durchsicht meiner Schnitte macht mir sehr wahrscheinlich, dass die spärlichen Fasern des eben erwähnten querovalen Feldes aus solchen zerstreuten Raphekreuzungen hervorgehen. Ein absolut sicherer Nachweis, dass es sich um Pyramidenbahnfasern, also Fasern einer directen corticomotorischen Bahn handelt, lässt sich überhaupt ohne Experimente nicht erbringen.

Im Bereich der beiden medialen Schleifen finden massenhafte Faserkreuzungen statt, welche wohl ausschliesslich auf Fibrae arcuatae internae zu beziehen sind. Nur sprechen manche Bilder dafür, dass auch Fasern einer secundären Trigeminusbahn betheiligt sein könnten. Ventralwärts reichen einzelne Kreuzungen noch bis in das blasse querovale Feld, dorsalwärts reichen die Kreuzungen noch in grosser Zahl über das Areal der medialen Schleife hinaus.

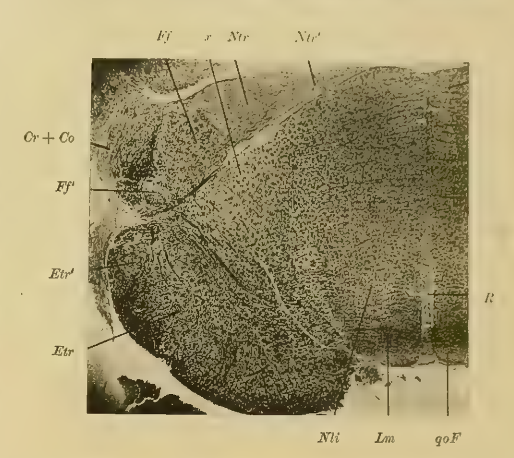


Fig. 27. Querschnitt durch die Medulla oblongata von *Ornithorhynchus*. Objecttr. IV, Schnitt 10. PAL'sche Färbung. Vergr. 9 : 1. *Cr + Co* Corpus restiforme und Eintritt des N. cochlearis. *Etr* Eminentia trigemini, *Etr'* ihre dorsale Ecke. *Ff*, *Ff'* Formatio fasciculata (spinale Acusticuswurzel). *Lm* Lemniscus medialis. *Nli* Nucleus lateralis internus. *Ntr*, *Ntr'* Nucleus triangularis. *qoF* querovales Feld (siehe Text). *R* Raphe. *x* siehe Text.

Die untere Olive ist seit IV, 7 bereits fast ganz verschwunden. Sie erscheint zuerst auf II, 8. In den spinalsten Ebenen besteht sie aus 3 Theilen, die sämmtlich dorsal von dem Gros der Faserkreuzung der Fibrae arcuatae internae liegen. Ich will diese 3 Theile als a, b und c bezeichnen. Der lateralste Theil c erscheint zuerst und liegt unmittelbar medial von der Hypoglossuswurzel. Der medialste Theil a lehnt sich an die Raphe an. Der mittlere Theil b liegt zunächst frei zwischen a und c. In den folgenden Ebenen fliessen a und c dorsalwärts zusammen, so dass sie b bogenförmig überwölben. Das Bild erinnert jetzt einigermaassen an den haubenähnlichen Abschnitt und den centralen Abschnitt von *Echidna* (vergl. p. 800). Weiterhin fliesst auch b mit a und c zusammen, so dass zeitweise ein ziemlich einheitlicher, allerdings vielfach von kleinen Inseln weisser Substanz durchsetzter, grauer Körper zu Stande kommt. Auf dem Objectträger III erfolgt dann wieder eine deutliche Zerlegung in einen grösseren medialen Abschnitt a' und einen kleineren lateralen c'. Ersterer liegt beiderseits in einer Breite von etwa 300 μ neben der Raphe und ist oft noch lateral von einzelnen kleineren Haufen grauer Substanz begleitet. Der Abschnitt c' ist viel weniger compact und geht hier bereits ziemlich diffus in die benachbarte Formatio reticularis über. Die Faserkreuzungen liegen jetzt nicht mehr ventral von der Olive, sondern durchsetzen sie in zierlichen Arcaden und Schlängelungen. Weiterhin nimmt die Breite des Abschnitts a' mehr und mehr ab, während

die Höhe noch fortgesetzt zunimmt (bis über 1300 μ). Schliesslich löst sich auch der Abschnitt a' relativ plötzlich in ein Maschenwerk auf, und die Olive ist verschwunden.

Die mit *Nli* bezeichnete graue Masse hebt sich etwas deutlicher aus dem Maschenwerk der Formatio reticularis ab. Ich möchte nicht glauben, dass es sich um den Nucleus ambiguus handelt. Dieser liegt vielmehr lateral von *Nli* und zugleich etwas dorsaler (auf der Fig. 27 etwa 1 cm links von *Nli*). Es wird mir dies namentlich auch durch das Studium der nach WEIGERT gefärbten Serie a bestätigt (XXXIV, 3), welche hier eine Gruppe grosser Ganglienzellen deutlich erkennen lässt, aus welchen sich ein Faserzug dorsalwärts wendet. Die als *Nli* bezeichnete graue Masse kann dann nur als Nucleus lateralis internus gedeutet werden. Mit dieser Deutung stimmt auch überein, dass die Zellgruppe *Nli* der Hypoglossuswurzel, die allerdings auf Fig. 27 schon im Verschwinden begriffen ist, lateral anliegt (vergl. p. 799). Es muss dabei nur bemerkt werden, dass der N. lateralis internus sich vom Abschnitt c' der unteren Olive kaum ganz scharf trennen lässt.

Dorsolateral von der Eminentia trigemini tritt die Vaguswurzel aus. Für die mit x bezeichnete Verdichtung der Formatio reticularis ventromedial von der Vaguswurzel kann ich keine Deutung geben. Sie findet sich auf allen meinen Serien ebensowohl wie auf den KÖLLIKER'schen Abbildungen. Dorsolateral von der Vaguswurzel liegt das Feld der spinalen Acusticuswurzel, die Formatio fasciculata (von KÖLLIKER unzweckmässig als „Fasciculus cuneatus mit vielen Zellen“ bezeichnet). Die ventrale Ecke dieses Feldes (*Ff*) wird von zahlreichen zum Corpus restiforme ziehenden Fibrae arcuatae internae durchbrochen. Vielleicht gehören die letzteren zum Theil schon zum Corpus trapezoides. Im Corpus restiforme selbst (*Cr*) fällt die Einstreuung einzelner Ganglienzellen auf. Lateral vom Corpus restiforme sieht man den Eintritt des N. cochlearis (*Co*). Die in diesen eingesprengten und ihm angelagerten Ganglienzellen sind als vorderer Acusticuskern aufzufassen. Uebrigens durchflechten auch ziemlich zahlreiche Fasern den Querschnitt des Corpus restiforme. Die Formation des Tuberculum acusticum ist nur schwach entwickelt und wenig scharf abgegrenzt. Der Nucleus triangularis (*Ntr*) ist medialwärts zu einem langen Zipfel (*Ntr'*) ausgezogen. Dieser Zipfel erscheint schon in spinaleren Ebenen und kann hier leicht einen „Nucleus intercalatus“ vortäuschen. Die Formatio reticularis alba medialis ist ungewöhnlich breit. Der Hypoglossuskern, welcher seit III, 19 bereits verschwunden ist, liegt daher auch sehr weit von der Medianlinie ab, und die Hypoglossuswurzel muss, um zu ihrer Austrittsstelle zu gelangen, sich leicht medialwärts wenden. Der helle schräge Streif, von welchem die Vaguswurzel ausgeht, ist der in die Tiefe gedrängte letzte Rest des Vaguskerns. An dieser Stelle lag speciell noch vor wenigen Schnitten der oberste Abschnitt des Querschnitts des Solitärbündels und seines Kerns. Ob der schmale Fasersaum am dorsalen Rand des lateralen Abschnitts des Nucleus triangularis auf Striae acusticae zu beziehen ist, ist mir zweifelhaft.

Die dem 4. Ventrikel zugekehrte obere Fläche des Nucleus triangularis bildet in der Rautengrube die Ala alba lateralis (*Al* auf Fig. 35 meiner 1. Monographie) oder die Area acustica der neuen Nomenclatur[1]). Ein so ausgeprägtes Tuberculum acusticum, wie ich es damals abgebildet habe, kann ich auf den Schnittbildern nicht wiederfinden. Ich muss daher befürchten, dass die Rautengrube, welche auf Fig. 35 der 1. Monographie abgebildet ist, etwas deformirt war. Auf Grund meiner Serien nehme ich jetzt an, dass das Niveau des Rautenbodens sich vor der Ala alba lateralis nur wenig hebt und dann sehr rasch absinkt (vergl. auch KÖLLIKER, Fig. 4). Von der charakteristischen Formation des Tuberculum acusticum finde ich hier nichts und ziehe diese Bezeichnung daher zurück.

Fig. 28 (Objecttr. VI, Schnitt 7) fällt bereits in die Eintrittsebene des Brückenarms (*Brp*). In ihrem ventraleren Verlaufsstück sind die Brückenarmfasern längsgetroffen und erscheinen daher dunkelschwarz. Im

1) E. SMITH (Journ. of Anat. and Phys., Jan. 1899, Vol. XXXIII, p. 331) schlägt die ganz unzweckmässige Bezeichnung Tuberculum acusticum mediale vor.

dorsalen Theil sind sie grösstentheils quergetroffen (bei *Brp'*) und erscheinen daher viel heller. Von einer nennenswerthen Einstreuung von Ganglienzellen in dem hellen Bezirk kann nicht die Rede sein. Ich halte es daher nicht für richtig, wenn KÖLLIKER auf Fig. 4 seiner Abhandlung diesen hellen Bezirk zum vorderen Acusticuskern rechnet. Ich könnte mir höchstens denken, dass auf sehr dicken Schnitten die Zellen des letzteren noch durchschimmern. Ueberhaupt muss bemerkt werden, dass der Ramus cochlearis, das Tuberculum acusticum und der vordere Acusticuskern bei *Ornithorhynchus* relativ schwach entwickelt sind. Der auf Fig. 28 abgebildete Schnitt liegt bereits proximal vom Cochleariseintritt. Das Corpus restiforme ist schon im Eintritt in das Kleinhirnmark begriffen (medial vom Brückenarm).

Ausserordentlich deutlich hebt sich die Vestibulariswurzel des Hörnerven ab. Sie durchsetzt mit zahlreichen, sehr locker liegenden und daher auf der Figur weiss erscheinenden Wurzelfäden den oberen Theil des Querschnitts der spinalen Quintuswurzel. Am oberen Pol der letzteren vereinigen sich die Wurzelfäden zu einer stärkeren Masse. Alle diese Wurzelfäden durchsetzen zum Theil eben noch den Brückenarm, grösstentheils aber treten sie am spinalen Rand desselben, zu einer dichten Fasermasse vereinigt aus (vergl. z. B. Objecttr. V, Schn. 12). Dieses ganz eigenartige Verhalten der Vestibulariswurzel ist KÖLLIKER offenbar entgangen. Centralwärts entspricht der Verlauf der Vestibularisfasern ganz den Verhältnissen, wie wir sie bei anderen Säugern kennen: die Fasern gelangen zum Theil in die Formatio fasciculata, zum Theil zum Triangularkern. Man darf sie nur nicht mit der Facialiswurzel (*VII*) verwechseln, welche unten näher besprochen werden wird. Die Formatio fasciculata (Formation der spinalen Acusticuswurzel und DEITERS'scher Kern) *Ff* hat das Maximum ihrer Entwickelung schon etwas überschritten. In dem seitlichen Winkel der Rautengrube schliessen sich hier bereits weitere graue Massen an, welche an den BECHTEREW'schen Kern erinnern.

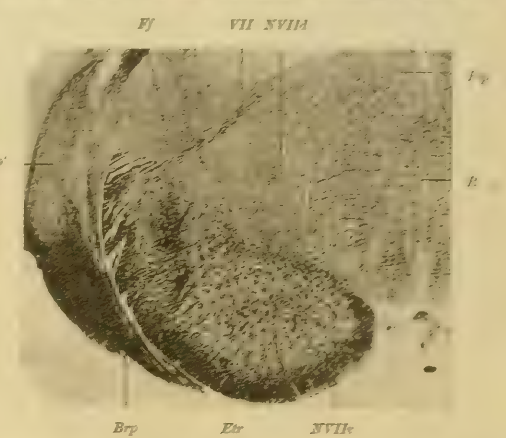


Fig. 28. Querschnitt am distalen Brückenrand von *Ornithorhynchus*. PAL'sche Färbung. Vergr. knapp 9 : 1. *Brp* Brückenarm. *Brp'* Faserung des Brückenarms quergetroffen. *Etr* Eminentia trigemini. *Ff* Formatio fasciculata. *Fp* [illegible] Längsbündel. *NVIId*, *NVIIv* dorsaler bezw. ventraler Facialiskern (der Strich zu *NVIId* endet etwas zu weit links). *VII* Austrittsschenkel des Facialis. *R* Raphe.

Sehr schwierig ist die Identification des Corpus trapezoides. KÖLLIKER l. c. p. 11 spricht die die ganze Eminentia trigemini bedeckende dünne Lage oberflächlicher Bogenfasern als Trapezkörper an. Zweifellos sind diese oberflächlichen Fasern vorhanden. Ihre Herkunft ist jedoch nur schwer festzustellen. Immerhin ist es mir wahrscheinlich, dass sie ebenso wie die auf Fig. 27 abgebildeten (stark lädirten) äusseren Bogenfasern zu einem guten Theil aus dem vorderen Acusticuskern entspringen und sonach als Corpus trapezoides aufzufassen sind. Jedenfalls aber verläuft ein Theil der Fasern des Corpus trapezoides auch in der Tiefe und durchbricht dabei die graue Substanz der spinalen Quintuswurzel (vergl. auch die Bemerkung p. 854). Ich habe schon in meiner 1. Monographie auf die grossen Schwierigkeiten hingewiesen, welchen die Abgrenzung der Brücke bei gewissenhafter Untersuchung begegnet, und auf den makroskopischen Theil verweisen müssen. Die erste dieser Schwierigkeiten betrifft die Abgrenzung der Brücke vom Corpus trapezoides. OWEN hat offenbar wenigstens zum Theil beide verwechselt, obwohl MECKEL vorher bereits eine richtige Darstellung gegeben hatte. E. SMITH gab in einer allerdings sehr wenig naturgetreuen Ab-

bildung die MECKEL'sche Nomenclatur wieder. Ich selbst habe mich der MECKEL'schen Auffassung ebenfalls angeschlossen und nur hinzugefügt, dass vor (oralwärts von) dem Kamm der Eminentia trigemini nochmals Querfasern vorhanden sind, die ich als einen abgesprengten Ponstheil zu deuten geneigt war (p. 46)[1]. Ob das letztere — hierin liegt die zweite Schwierigkeit — richtig ist, wird die Besprechung der folgenden Figuren ergeben. Ich hatte damals ausdrücklich mich vorsichtig ausgedrückt und auf die spätere mikroskopische Untersuchung verwiesen, weil die mir für die makroskopische Untersuchung zur Verfügung stehenden Gehirne in dieser Gegend mehr oder weniger beschädigt waren.

Die Abducenswurzel ist auf Fig. 28 bereits eben zu sehen (auf der anderen Schnitthäfte deutlich). Der Austritt erfolgt am hinteren Ponsrand. Die vorderen Wurzelfasern durchbrechen die Querfaserung des Pons. Die abweichende Darstellung und Abbildung von E. SMITH ist falsch.

Den Austritt des Facialis habe ich mikroskopisch seiner Zeit nicht sicher bestimmen können. Ich liess offen, ob er neben dem Acusticus eintrete oder medialwärts verschoben wäre[2]. Auf Fig. 28 ist der Austrittsschenkel mit *VII* bezeichnet. Er geht aus dem Facialiskern hervor, dessen Längsausdehnung und Querschnitt relativ beschränkt sind. Vor seinem Austritt durchbricht er die Trigeminuswurzel und kann hier leicht mit den Wurzelfäden des R. vestibularis verwechselt werden. Auf der Fig. 28 gehören die untersten hellen Striche, welche das Trigeminusfeld durchsetzen, dem Facialis an. Die Unterscheidung ist ungefähr übrigens schon dadurch gegeben, dass die Facialiswurzel mehr ventromedial liegt und compacter ist als die Vestibulariswurzel. Der Austritt selbst erfolgt unmittelbar medial von der letzteren. Dabei werden die letzten (distalsten) Ponsfasern noch eben von beiden Wurzeln durchbrochen[3].

Der ventrale Facialiskern liegt an der von KÖLLIKER bereits angegebenen Stelle. Auf Fig. 28 ist er mit *NVIIv* bezeichnet. Er stellt eine fast compacte Masse grauer Substanz dar. Ausserdem findet sich eine etwas zerstreutere und darum auf der Figur sich nicht so scharf abhebende graue Masse laterodorsal von *NVIIv*, etwas medial von dem Endpunkt des mit *NVIId* bezeichneten Striches (der Strich liegt etwas zu weit lateral). Ich fasse diese graue Masse mit KÖLLIKER als dorsalen Facialiskern auf. Die Bedeutung des lateral von letzterem gelegenen, durch etwas dunklere Farbe sich hervorhebenden Bündelquerschnitts vermochte ich nicht festzustellen. Man könnte etwa an das „dorsolaterale Haubenfeld" denken. Die kleinen Bündelschrägschnitte, welche die Facialiswurzel rechtwinklig kreuzen — lateral von dem grauen Feld *x*, welches auf Fig. 27 bezeichnet ist und hier unbezeichnet in derselben Lage wiederkehrt — möchte ich als Cochlearfasern zweiter Ordnung auffassen.

Die Wurzelfasern des Abducens kommen, wie ich ausdrücklich noch bemerken will, medial von dem Facialiskern, auch dem ventralen zu liegen.

Der Abducenskern bildet ein sehr zerstreutes Maschenwerk lateral von dem hinteren Längsbündel (*Flp*). Die Wurzelfasern wenden sich vom Kern erst eine Strecke weit ventromedialwärts und ziehen dann ziemlich senkrecht ventralwärts. Dorsomedial vom Abducenskern liegt der Nucleus funiculi teretis, welcher zuerst als Einlagerung in den medialen Zipfel des Nucleus triangularis auftritt.

---

1) Meine Darstellung im Text war ganz eindeutig und selbst bei dem schlechtesten Willen nicht misszuverstehen. In den Bezeichnungen der Fig. 23 hatten sich leider Druckfehler (infolge der schiefen und geknickten Bezeichnungsstriche) eingeschlichen, die allerdings nach dem Text ohne Weiteres zu verbessern waren. Die illoyale Tendenz, mit welcher E. SMITH diese Druckfehler verwerthet hat, sowie die sonstigen schweren Entstellungen, welche sich E. SMITH bei dieser Gelegenheit erlaubt hat, habe ich in einer Specialarbeit über die Brücke von *Ornithorhynchus* (Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol., 1899, Bd. VI, p. 360, Anm. 2) bereits genügend charakterisirt. Ich habe mit dem Herrn SMITH daher in dieser Beziehung nichts weiter zu thun.

2) Auch hier verdreht E. SMITH meine Angaben in kaum qualificirbarer Weise, insofern er mir nur die zweite (unrichtige) Alternative in den Mund legt. Ein Beispiel für viele.

3) KÖLLIKER giebt auf Fig. 5, p. 12 seiner Abhandlung einem Nerven die Bezeichnung *VIII* und erklärt diese Bezeichnung als „N. vestibuli und austretender lateraler Theil des Quintus". Ich möchte annehmen, dass es sich nur um den letzteren handelt, und dass der N. vestibuli schon verschwunden ist.

Die Raphe (*R*) ist in ihrem basalen Theil schon wesentlich verbreitert und geht schliesslich in eine breite graue Masse über, welche den ganzen Zwischenraum zwischen der rechten und linken Eminentia trigemini ausfüllt. Man sieht hier auch bereits einige Faserkreuzungen. Die Verfolgung der Serie ergiebt, dass diese basale graue Masse mit den Faserkreuzungen bereits zur Ponsformation gehört. Das querovale Feld und die mediale Schleife schliessen sich dorsalwärts an. Lateral werden diese beiden Querschnittsfelder durch ein graues Maschenwerk begrenzt, welches vom Margo medialis eminentiae trigemini [1]) entspringt und sich medial vom ventralen Facialiskern, durchbrochen von den Abducensfasern, weit dorsalwärts zieht. Ein anderes Netzwerk grauer Substanz zieht sich vom Margo medialis eminentiae trigemini dorsolateralwärts. Es ist, wie sich weiterhin ergiebt, der Vorläufer der Oliva superior. Man sieht sehr schön, wie die die Eminentia trigemini umziehenden und auch die tiefen Trapezfasern in grosser Zahl dieser grauen Masse zustreben. Ob auch die erstgenannte, medial vom ventralen Facialiskern gelegene graue Masse zur Oliva superior zu rechnen ist, lasse ich dahingestellt. Ebenso möchte ich offen lassen, welche Bedeutung das Faserfeld zwischen den beiden grauen Massen hat. Nach seiner Lage könnte man eventuell an die centrale Haubenbahn denken.

Die Zonalbündel von *Echidna* vermochte ich bei *Ornithorhynchus* ebensowenig wie KÖLLIKER nachzuweisen.

Fig. 29 (Objecttr. X, Schn. 3) fällt bereits in den Bereich des Velum medullare anterius, ventral ist die Hauptmasse der Ponsfaserung nur noch in ihrem medialen Abschnitt getroffen. Auf den Zwischenschnitten war bereits der Austritt des lateralen Theils der Quintuswurzel erfolgt (Radix mandibularis nach E. SMITH). Ich habe, da KÖLLIKER's Fig. 5 diesen Austritt ausgezeichnet darstellt (vergl. jedoch meine Bemerkung p. 856, Anm. 3), darauf verzichtet, selbst eine Abbildung zu geben. Der Austritt erfolgt, wie ich bereits in meiner 1. Monographie (p. 147) ausdrücklich als „sehr bedeutsam" hervorgehoben habe, bei *Ornithorhynchus* wie bei *Echidna* am vorderen Brückenrand. Es muss nur unten noch alsbald erörtert werden, ob nicht die oben erwähnten Querfasern am vorderen Rand der Eminentia trigemini als abgesprengte Ponsfasern aufzufassen sind. Wären sie so aufzufassen, so würden diese abgesprengten Fasern natürlich oral vom Trigeminuseintritt liegen. Nach und nach verschiebt sich nun das Austrittsgebiet immer weiter medialwärts (Radix maxillaris und ophthalmica nach E. SMITH). Auf Fig. 29 treten etwa die mittleren Fasern aus. Zwischen diesen und dem medialen Theil der Hauptfaserung des Pons (*Brp*) bleibt ein Zwischenraum, in welchem die Eminentia trigemini unbedeckt von Querfasern ist. Hingegen finden sich auf der abfallenden Fläche lateral von den Austrittsfasern — also da, wo von Objecttr. VII, 1 ab der Austritt

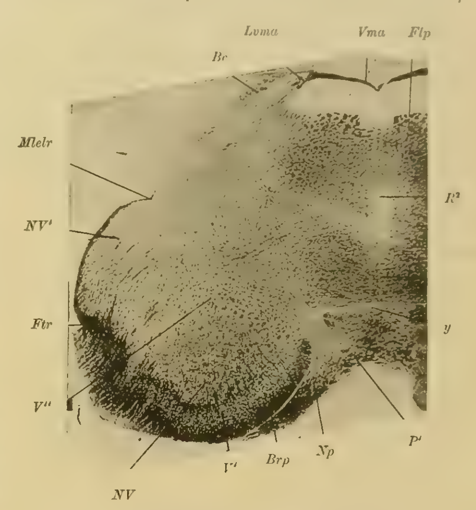


Fig. 29. Querschnitt im Bereich des Brückenzapfens von *Ornithorhynchus*. *Bc* Brachium conjunctivum. *Brp* Brückenarm. *Flp* hinteres Längsbündel. *Ftr* Querfasern zweifelhaften Verlaufs (s. Text). *Lvma* Hirnklappenschleife. *Mletr* Margo lateralis eminentiae trigemini. *Np* Rest des Nucleus pontis. *NV'* dorsaler Theil des Endkerns des Trigeminus, *NV* ventraler Theil. *V''* secundäre Quintusbahn. *V'* helle Innenschicht der Trigeminuswurzel. *P'* Kreuzung der proximalen Ponsfasern. *R²* mittlerer Rapheabschnitt. *Vma* Velum medullare anterius. *y* siehe Text.

1) So will ich die „Furche" bezeichnen, welche die Eminentia trigemini medial begrenzt. Die Vertiefung zwischen den beiden Eminentiae trigemini bezeichnet man am besten als Vallecula intertrigemina.

der Radix mandibularis erfolgt war — ziemlich zahlreiche Querfasern. Diese sind es, auf welche ich bereits in meiner 1. Monographie (p. 46) die Aufmerksamkeit hingelenkt und in meiner Abhandlung vom Jahre 1899 (p. 360, Anm. 2) abermals hingewiesen habe. In meiner 1. Monographie war ich geneigt, sie als abgesprengte vordere Ponsbündel aufzufassen. Selbst heute — nach genauester Durchmusterung dreier Serien — wage ich noch kein bestimmtes Urtheil. Mit der motorischen Trigeminuswurzel[1]) haben diese Fasern gar nichts zu thun. Sie ziehen vielmehr in umgekehrter Richtung, also von lateral nach medial, über den lateralen Theil der Oberfläche der Eminentia trigemini. Auf Fig. 29 sieht man bei ***Ftr*** sehr deutlich diese Querfasern in die austretende Wurzel eindringen. Sie durchsetzen hierauf die letztere auf den folgenden Schnitten schichtweise. Ich kann mir nur zwei Auffassungen dieser Fasern denken: entweder handelt es sich um oralwärts abgesprengte Ponsfasern oder um Wurzelfasern des Trigeminus, welche aus dorsolateralen Abschnitten seines Endkerns stammen und diesen eigenthümlichen transversalen Weg einschlagen, um sich der medialen sensiblen Wurzel, also der Radix maxillaris oder ophthalmica anzuschliessen. Ich bin jetzt geneigt, die letztere Alternative zu acceptiren. Man kann nämlich einerseits die Fasern spinalwärts nicht mit Sicherheit über den Margo lateralis eminentiae trigemini (***Mletr***) hinaus in den Brückenarm verfolgen, und andererseits ist es mir auf den Serien nicht gelungen, die Fasern bis zu dem vorderen Ponszapfen zu verfolgen. Ich nahm in meiner 1. Monographie nach dem makroskopischen Augenschein (incl. Lupenbetrachtung) an, dass die in Rede stehenden Fasern über den Hirnschenkel hinweg zum vorderen Ponszapfen gelangen könnten. Das Ergebniss der mikroskopischen Betrachtung ist dieser Auffassung nicht günstig. Auf den Schnitten, die sich an den auf Fig. 29 abgebildeten anschliessen, treten die bezeichneten Fasern mehr und mehr medialwärts, scheinen aber über eine gewisse Stelle (etwa die mit *V'* bezeichnete) nicht hinauszugelangen. Den Anschluss an ***Brp*** erreichen sie hier nicht mehr, da auf den folgenden Schnitten sich ***Brp*** sehr rasch medialwärts verschiebt bezw. verkürzt. Noch weiter frontal ist allerdings der Hirnschenkel von Querfasern bedeckt. Ich glaube mich aber jetzt überzeugt zu haben, dass dies doch wohl ausschliesslich Fasern der lateralen Schleife und des Hirnschenkelfusses sind, die mit den fraglichen Querfasern nichts zu thun haben. Ein ganz sicheres Urtheil möchte ich allerdings auch heute noch nicht fällen.

Die übrigen Verhältnisse des Schnittes sind äusserst einfach. Besser als auf den vorhergehenden Schnitten hebt sich jetzt in der Trigeminuswurzel eine innere Schicht hellerer Fasern von einer äusseren Schicht dunkler Fasern, ähnlich wie bei ***Echidna***, ab. Die feinen, mit *V''* bezeichneten Bündelquerschnitte scheinen der secundären Trigeminusbahn anzugehören.

Der vordere Ponszapfen zeigt die aus der makroskopischen Beschreibung bereits bekannten Verhältnisse, die mit ***Np*** bezeichnete Masse rechne ich noch zum Brückenkern. An diesen schliesst sich dorsolateral die obere Olive an. In der Medianebene selbst ist von grauer Masse nur noch wenig zu finden. Vielmehr überwiegen hier jetzt durchaus die Faserkreuzungen (bei *P'*). Nur an der mit *y* bezeichneten Stelle zieht sich ein schmales, queres graues Band horizontal über die Mittellinie von einer oberen Olive bis zur anderen. Dorsolateral von der oberen Olive, etwa halbwegs zwischen dem Margo lateralis eminentiae trigemini und der oberen Olive liegt der sehr stark entwickelte motorische Trigeminuskern. Seine Zellen messen durchschnittlich etwas über 40 μ im Durchmesser.

Im dorsalen Theil hebt sich jetzt beiderseits das hintere Längsbündel sehr scharf ab. Ueber ihm liegt eine sehr dicke Lage grauer Substanz, welche in gewöhnlicher Weise die SCHÜTZ'schen Fasern enthält. In der Raphe kann man 3 Abschnitte unterscheiden, einen dorsalen, auf der Figur nicht bezeichneten,

---

1) Herr E. SMITH erdreistet sich, mir eine Verwechslung mit dieser zu imputiren.

der vorzugsweise Kreuzungsfasern, aber auch einzelne kleine, dorsoventral absteigende Bündelchen enthält, alsdann einen zweiten mittleren, kreuzungsärmeren und daher auf der Figur heller erscheinenden Abschnitt (R^2) und endlich einen dritten ventralen Abschnitt, welcher neben Kreuzungsfasern zahlreiche quergeschnittene Fasern enthält und an grauer Substanz auffällig arm ist (R^3 auf Fig. 30).

Die Decke des Ventrikels wird vom Velum medullare anterius gebildet, zu welchem die mit *Lvma* bezeichneten Fasern der Hirnklappenschleife stossen. Lateral von der letzteren findet man den Bindearm in seiner gewöhnlichen Lage.

Fig. 30 (Objecttr. XI, Schn. 6) stellt einen für die Auffassung des Faserverlaufs im Hirnstamm von *Ornithorhynchus* besonders wichtigen Schnitt dar. Basal liegt er etwas weiter vorn, parietal (dorsal) erheblich weiter hinten als der Schnitt, welchen ich in meinem Aufsatz vom Jahre 1899 abgebildet und ausführlich beschrieben habe.

Parietal ist eben noch das Velum medullare anterius in seinem vordersten Abschnitt getroffen (*Vma*), in welchem die Trochlearisbündel sich kreuzen. Seitlich ist bereits beiderseits der hintere Vierhügel angeschnitten (*Cqp*). Die mit *Vaq* bezeichnete Reihe von Bündelschrägschnitten stellt die Aquäductwurzel des Trigeminus dar.

Der weitere Verlauf der Trochlearisfasern gestaltet sich so, dass sie nach der Kreuzung aus der Querrichtung cerebralwärts umbiegen. Sie liegen während ihres longitudinalen Verlaufs grösstentheils medial, zu einem kleinen Theil[1]) lateral von der Aquäductwurzel des Trigeminus. So lassen sie sich bis zu ihrem Ursprungskern verfolgen, auf den ich unten zurückkomme.



Fig. 30. Querschnitt durch den vordersten Theil der Brücke von *Ornithorhynchus* (Objecttr. XI, Schn. 6). PAL'sche Färbung. Vergrösserung ca. 7:1. *Bc* Bindearm. *Cqp* hintere Kuppe des hinteren Vierhügels. *Flp* hinteres Längsbündel. *GB* GANSER'sches Bündel. *Hgr* Höhlengrau. *Ll'* Theil der lateralen Schleife (siehe Text). *Np* basalster Theil des Nucleus pontis. *Ntrs* Hauptkern des Trigeminus (dorsalster Theil). *P'* Kreuzung im Brückenschnabel. R^2 mittlerer faserarmer Abschnitt der Raphe, R^3 ventraler faserreicher Abschnitt derselben. Trs^i, Trs^a innere bezw. äussere Zone der sensiblen Trigeminuswurzel. Tr^2 Fasern der secundären Trigeminusbahn. *Vma* Velum medullare anticum. *Vaq* Aquäductwurzel des Trigeminus. *Zi* ZIEHEN'sches Bündel.

Die Aquäductwurzel des Trigeminus lässt sich in ihrem weiteren Verlauf auf Objecttr. X und IX ausgezeichnet verfolgen. Ihre Fasern nehmen einen bogenförmigen Verlauf und gelangen so zu dem lateralen Abschnitt des motorischen Hauptkerns des Trigeminus. Auf Fig. 29 ist dieser Verlauf namentlich mit der Lupe sehr deutlich zu erkennen. Sie durchziehen hierauf den motorischen Hauptkern in seinem lateralen Abschnitt, ziehen zum Theil auch lateral an ihm vorbei und legen sich dann der aus dem motorischen Hauptkern entspringenden motorischen Hauptwurzel lateral an. KÖLLIKER hat p. 46 seiner Abhandlung einen ganz analogen Verlauf der Aquäductwurzel bei *Echidna* beschrieben.

Der Kern der Aquäductwurzel wird erst auf den folgenden Schnitten mächtiger. Ich habe meiner früheren Beschreibung (p. 365) nichts hinzuzufügen.

1) Diesen Theil habe ich früher überschätzt.

Auf den folgenden Schnitten erscheinen die Bündel der Aquäductwurzel mehr und mehr quergetroffen. Ausserdem füllen die Bündel des Frenulum veli medullaris anterioris den Zwischenraum zwischen den rechtsseitigen und den linksseitigen Bündeln aus. Ich bin sehr geneigt, anzunehmen, dass die Fasern des Frenulum zu einem grossen Theil eine mediane Aquäduktwurzel des Trigeminus darstellen. Man kann sie sehr gut bis Objecttr. X verfolgen, wo sie schräg lateral abbiegen und sich der lateralen Aquäductwurzel, also der Aquäductwurzel s. str. anschliessen. Einzelne Fasern des Frenulum scheinen allerdings merkwürdiger Weise auch fast senkrecht in das Velum medullare anterius einzudringen und hier kurz abgeschnitten zu endigen. Das Schicksal dieser Fasern kann ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Recht schwierig ist auch die Identification der grauen Massen im Höhlengrau (*Hgr*). Auf Fig. 30 ist bei Pal'scher Färbung nur insofern eine Differenzirung im Höhlengrau gegeben, als aus dem medialen Theil das mit *GB* bezeichnete Bündel entspringt, während im grösseren lateralen Theil ein feines, unregelmässig vertheiltes Fasergeflecht überwiegt. Im lateralen Theil liegen ausserdem die Bündelchen der Trochleariswurzel. Aus der benachbarten weissen Substanz treten allenthalben einzelne Fasern in den lateralen Theil des Höhlengraus ein. Das Bündel *GB* ist mit dem Bündel *n* identisch, welches ich schon im Jahre 1899 (p. 363) beschrieben und kurz als Ganser'sches Bündel bezeichnet habe. Es zieht weiterhin innerhalb der Raphe ventralwärts und endet im Ggl. interpedunculare. Bei Anwendung der Weigert'schen Färbung, welche die Ganglienzellen besser hervortreten lässt, kann man sich leicht überzeugen, dass in der lateralen Ecke des Höhlengraus eine dichtere Gruppe grösserer Ganglienzellen gelegen ist, welche sich zum Theil noch in die benachbarte weisse Substanz hineindrängt und einen starken Faserzuzug von der lateralen Schleife empfängt. In den übrigen Abschnitten des Höhlengraus findet man in diesem Niveau grössere Ganglienzellen nur vereinzelt. Ich hatte im Jahre 1899 die laterale Gruppe (damals mit *q* bezeichnet, p. 361 und 365) als Trochleariskern aufgefasst und eine kleine Zellansammlung (damals mit *p* bezeichnet) im medialen Abschnitt, welche erst in etwas proximaleren Ebenen sich scharf abhebt, mit aller Reserve als eine distalwärts versprengte Gruppe des Oculomotoriuskerns aufgefasst. Inzwischen hat Kölliker (l. c. Fig. 7—10, Text p. 15 ff. und p. 60 ff.) den lateralen Kern als Substantia ferruginea gedeutet. Im medialen Abschnitt des Höhlengraus beschreibt er in distalen Ebenen das Ganglion tegmenti dorsale von Gudden, in proximalen Ebenen den Trochleariskern. Ich habe mich jetzt auch überzeugt, dass der mediale Abschnitt des Höhlengraus im Niveau des Schnittes der Fig. 30 dem Ganglion tegmenti dorsale entspricht; das Ganser'sche Bündel entspringt also aus diesem. Sehr viel schwieriger erscheint mir auch jetzt noch die Deutung der lateralen Zellgruppe. Es fällt mir nämlich gar nicht leicht, die Trochlearisbündelchen bis zu ihrem Ursprungskern zu verfolgen. Ich weiss natürlich sehr wohl, dass bei den übrigen Säugern und auch bei *Echidna* der Trochleariskern viel weiter medial, dorsal vom hinteren Längsbündel liegt, und habe daher die drei mir zur Verfügung stehenden Serien immer wieder gründlich untersucht und immer wieder die Trochlearisbündelchen nur bis zum lateralen Kern verfolgen können. Aus dem medialen Kern sehe ich immer wieder nur das Ganser'sche Bündel entspringen (auch keine versprengten Oculomotoriusfasern, wie ich früher glaubte). Der von Kölliker auf seiner Fig. 10 (p. 20) als Trochleariskern gedeutete Kern (*NIV*) liegt schon so viel weiter oral, dass ich bezweifeln muss, ob überhaupt hierher noch Trochlearisfasern gelangen. Ich bin vielmehr geneigt, diese Zellgruppe schon für den distalen Abschnitt des Oculomotoriuskerns zu halten. Dabei bleibt freilich wunderbar, dass auf Fig. 11 von Kölliker die Zellgruppe fehlt. Bei dieser Sachlage wird man vorläufig mit der Entscheidung noch etwas vorsichtig sein müssen. Es wäre beispielsweise auch nicht ausgeschlossen, dass einzelne grosse Zellen, welche streckenweise in das Ganglion tegmenti dorsale wie eingesprengt erscheinen, zum Trochleariskern gehören, dass die Hauptmasse desselben aber doch in der

lateralen Zellgruppe zu suchen ist [1]). Andererseits ist letztere in distaleren Ebenen wohl als lateraler Abschnitt des Ganglion tegmenti dorsale aufzufassen.

In der Raphe sind wiederum 3 Hauptabschnitte zu unterscheiden. Insbesondere heben sich der mittlere (*R*²) und der ventrale (*R*³) sehr scharf ab.

Medial von der ventralen Spitze des Bindearmquerschnittes (*Bc*), dessen ventrale Fasern bereits in die Querrichtung umbiegen, hebt sich ein Feld *Zi* durch dunklere Färbung ab. Es ist dies ein von mir im Jahre 1899 zuerst beschriebenes eigenthümliches Bündel, welches KÖLLIKER später als ZIEHEN'sches Bündel bezeichnet hat. Ich habe meiner ersten Beschreibung seines Verlaufs nur einiges hinzuzufügen. Auf Fig. 29 (X, 3) war das Bündel ebenfalls bereits sichtbar: es liegt hier dorsomedial vom motorischen Trigeminuskern. Die weitere Verfolgung in spinaler Richtung begegnet sehr grossen Schwierigkeiten. Auf Objecttr. VIII zerlegt sich das Bündel in mehrere Bündelchen, die in ein Maschenwerk grauer Substanz eingebettet sind. Auf VII, 10 liegt es nur 1 mm unter dem Rautenboden. Ob sich hier einzelne Fasern ventromedial wenden, vermag ich nicht bestimmt zu entscheiden. Das Gros der Fasern gelangt jedenfalls in das Maschenwerk des Abducenskerns. Ueber diesen hinaus vermochte ich das Bündel nicht zu verfolgen. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass es ganz oder theilweise in diesem endigt. Auf Objecttr. VI entzieht es sich der Verfolgung. Auf Fig. 28 ist es daher auch nicht mehr sicher zu erkennen. Die KÖLLIKER'sche Beschreibung (l. c. p. 59) stimmt mit meinen Befunden gut überein. Die Beziehung zum Abducenskern wird von KÖLLIKER nicht erwähnt. In cerebraler Richtung ist leicht zu constatiren, dass das Bündel sich mehr und mehr lateralwärts verschiebt. Es verschmilzt hierauf, wie ich meine, vorübergehend und scheinbar mit den ventralsten Bündeln des Bindearms. KÖLLIKER hat angenommen, dass es hier in der That dauernd in dem Bindearm aufgeht und an seiner Kreuzung theilnimmt. Ich kann mich dieser Ansicht, welche dem Bündel einen sehr auffälligen Verlauf zumuthet, nicht anschliessen. Ich sehe vielmehr Folgendes. Auf XIII, 6 kommt das Bündel mit der ventralen Bindearmspitze in Berührung. Auf den folgenden Schnitten durchsetzt es die Bindearmspitze oder wird vielmehr von den ventralsten Bindearmbündeln durchsetzt. Da die Fasern des Bündels quergetroffen, diejenigen des Bindearms aber längsgetroffen sind, lassen sich beide ausgezeichnet unterscheiden. Auf XVI, 4 ist der Durchgang im Wesentlichen beendet. Das Bündel liegt jetzt den aufsteigenden Fasern der lateralen Schleife unmittelbar an, gesellt sich ihnen jedoch nicht zu, sondern verbleibt an seiner Stelle, bis die Fasern der medialen Schleife an die Stelle der lateralen Schleife getreten sind. Ob es sich mit diesen vereinigt oder selbständig weiter ventralwärts in der Haube zieht, lasse ich dahingestellt. Ueber Objecttr. XX ist mir trotz aller Bemühungen die Verfolgung des Bündels nicht gelungen.

Ventral von dem Bündel *Zi* sieht man zahlreiche Bündel *Tr*² im flachen Bogen aus dem Endkern des Trigeminus (*Ntrs*) medialwärts aufsteigen. Es handelt sich jedenfalls um secundäre Trigeminusfasern. Bezüglich des Trigeminusaustrittes kann ich auf die Erläuterungen zu früheren Figuren verweisen. Die motorische Trigeminuswurzel ist unmittelbar medial von *Ntrs* sichtbar. Sie endet kurz abgeschnitten und vollzieht ihren Austritt erst später. Vom motorischen Trigeminuskern sind fast keine Zellen mehr sichtbar. Die beiden Zonen der sensiblen Trigeminuswurzel heben sich sehr scharf gegen einander ab (*Trs*ⁱ und *Trs*ᵃ).

Das kleine, mit *Ll'* bezeichnete Feld rechne ich zur lateralen Schleife. Seine Fasern ziehen in der That mit der lateralen Schleife auf den folgenden Schnitten zum hinteren Vierhügelganglion. Das grosse, dunkle dreieckige Feld, welches dorsal von *Ll'* liegt, ist die mediale Schleife. Lateral von der letzteren liegt der Kern der lateralen Schleife und die Hauptmasse der dorsalwärts aufsteigenden Fasern der lateralen

1) Vergl. auch p. 805 dieser Monographie.

Schleife. Medial von *Ll'* liegt ein Feld, welches ich als das eben sich formirende Fussfeld auffasse. Der Querstreifen grauer Substanz, welcher, ausgehend von einem breiten, faserarmen, grauen Feld unterhalb der Raphe [1]), sich zwischen die mediale Schleife und *Ll'* erstreckt, hängt oralwärts mit der Substantia nigra zusammen, entbehrt hier aber noch ganz des charakteristischen Aufbaues der letzteren (vergl. *y*, p. 858).

Mit *P'* sind die vordersten Ponskreuzungen bezeichnet, mit *Np* die graue Substanz des Brückenschnabels. Ausserordentlich auffällig ist nun, dass aus der Brückenkreuzung in dieser Gegend zahlreiche Fasern erst zur lateralen und dann andere zur medialen Schleife übertreten. Das ganze Feld *Ll'* scheint aus solchen aus der Brücke zur lateralen Schleife ziehenden Fasern zu bestehen. Den Zuzug von Brückenfasern zur medialen Schleife hat auch Kölliker beschrieben (l. c. p. 58). Ich glaube nicht, dass es sich bei diesen Fasern, wie Kölliker andeutet, um das Spitzka'sche Bündel (Bündel von der Schleife zum Hirnschenkelfuss) handelt; denn die Fasern scheinen mir oralwärts in die Schleife und spinalwärts in die Brücke überzugehen, also gerade umgekehrt wie das Spitzka'sche Bündel zu verlaufen. Aus demselben Grund glaube ich auch nicht, dass eine Homologie mit der Fussschleife von Flechsig (den lateralen pontinen Bündeln von Schlesinger) in Betracht kommt.

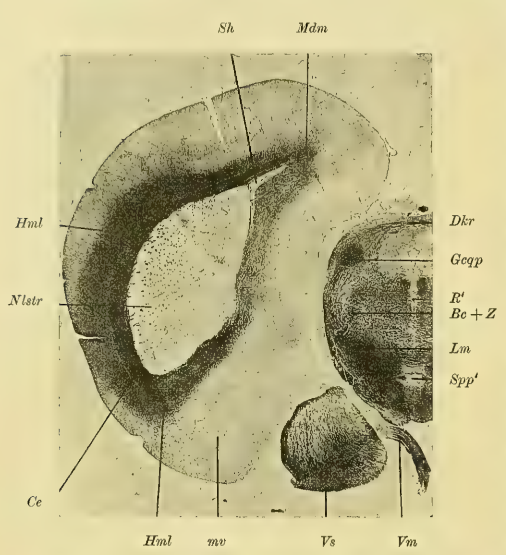


Fig. 31. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus* im Niveau der hinteren Vierhügel (Objecttr. XV, Schn. 2). Pal'sche Färbung. Vergr. ca. 3,6:1. *Bc + Z* Bindearm, der eben vom Ziehen'schen Bündel durchquert wird. *Ce* Capsula externa. *Dkr* Dachkreuzung der hinteren Vierhügel. *Gcqp* Ganglion des hinteren Vierhügels. *Hml* Hemisphärenmarklager. *Lm* mediale Schleife. *Mdm* dorsomediales Marklager. *mv* medioventrales Rindengebiet. *Nlstr* Nucleus lenticulostriatus. *R*[1] dorsaler Abschnitt der Raphe. *Sh* Seitenhorn. *Spp'* siehe Text. *Vs*, *Vm* sensible bezw. motorische Trigeminuswurzel.

Fig. 31 (Objecttr. XV, Schn. 2) stellt einen Schnitt dar, welcher bereits vor dem vorderen Ponsrand liegt. Die Vergrösserung ist erheblich geringer. Seitlich vom Hirnstamm ist bereits die Hemisphäre getroffen, doch ist sie noch ausser Verbindung mit ersterem. Der Trigeminus hat eben seinen Austritt vollendet. Seine motorische Wurzel ist mit *Vm* bezeichnet. Sie durchbricht die Ponsfaserung nicht, sondern tritt an ihrem vorderen Rand aus. Der Kern der sensiblen Wurzel und diese selbst (*Vs*) erscheint vom Hirnstamm ganz abgelöst. Es erklärt sich dies daraus, dass die Erhebung des Trigeminus auch in oraler Richtung sich nicht unerheblich vorwölbt.

Im dorsalen Theil des Schnittes sind die hinteren Vierhügel getroffen. Das hintere Vierhügelganglion ist mit *Gcqp* bezeichnet. Auffällig viele Fasern der lateralen Schleife ziehen medial oder lateral an dem hinteren Vierhügelganglion vorüber und gelangen zur Dachkreuzung (*Dkr*) der hinteren Vierhügel. Der dunkle Fasersaum am lateralen Rand des hinteren Vierhügels (lateral vom hinteren Vierhügelganglion) ist der Hintervierhügelarm.

Mit *Bc + Z* ist die ventrale Spitze des Bindearms bezeichnet, die hier gerade von dem Ziehen'schen Bündel durchbrochen wird.

---

1) Dieses Feld ist auf Fig. 31 mit *Spp'* bezeichnet. Es hängt in der That continuirlich mit der Substantia perforata posterior und dem Ganglion interpedunculare zusammen.

In der Raphe sind noch immer drei Abschnitte zu unterscheiden. Der dorsalste Abschnitt (R^1) zeigt noch immer einen medianen zopfähnlich geflochtenen Faserstrang, in welchen transversal von beiden Seiten Bündelchen einmünden. Dann folgt der mittlere Abschnitt R^2, der jetzt wesentlich faserreicher ist als auf dem zuletzt betrachteten Schnitt. Noch mehr hat sich der ventralste Abschnitt R^3 verändert. Während auf Fig. 30 hier der Raphecharakter ganz fehlte und lediglich ohne irgendwelche Markirung der Medianebene ein breites Feld quergeschnittener Nervenfasern zu finden war, sieht man jetzt hier zahlreiche längsgetroffene Fasern die Mittellinie kreuzen. Zwischen den kreuzenden Fasern liegt reichlich graue Substanz. Es handelt sich um das Gebiet, welches auf Fig. 31 unterhalb des zu *Lm* führenden Striches liegt. Die Herkunft dieser Faserkreuzungen ist nicht leicht zu bestimmen. Keinesfalls gehören sie der Bindearmkreuzung an; denn die Bindearmfasern sind von der Mittellinie noch weit entfernt. Ebensowenig haben sie mit der Brückenkreuzung zu thun. Auch verspätete tiefe Kreuzungen des Trapezkörpers lassen sich bei sorgfältiger Verfolgung der Serie ausschliessen. Dagegen ergiebt eine solche, dass jedenfalls viele dieser Kreuzungsfasern unmittelbar aus den auf Fig. 30 mit Tr^2 bezeichneten Trigeminusfasern zweiter Ordnung hervorgehen[1]). Es handelt sich also um eine massenhafte Trigeminuskreuzung zweiter Ordnung, welche etwa mit der sensiblen Kreuzung der hinteren Rückenmarkscommissur verglichen werden könnte. Nach der Kreuzung verbleiben die Fasern theils in dem medialen Haubengebiet, theils schliessen sie sich der medialen Schleife an.

Ventralwärts von der soeben beschriebenen Trigeminuskreuzung folgt das p. 862, Anm. 1 bereits erwähnte Feld grauer Substanz, welches proximalwärts mit der Substantia perforata post. und mit dem Ganglion interpedunculare zusammenhängt. Es ist mit *Spp'* bezeichnet. Es wird von einzelnen sehr charakteristischen Kreuzungsbündeln durchzogen, die vielleicht zum Theil noch zur Brückenkreuzung gehören, grösstentheils aber sich zu dem p. 862 erwähnten Querstreifen grauer Substanz verfolgen lassen. Ich will sie kurz als „präpontine Querbündel“ bezeichnen.

Ventral von dem eben beschriebenen grauen Feld folgt die vorderste Spitze des Brückenschnabels. Hier fallen zahlreiche ventrodorsal verlaufende Fasern auf, deren Herkunft und Bedeutung nicht sicher zu ermitteln ist. Ein Vergleich mit dem Fasciculus verticalis pontis von Bechterew[2]) liegt nahe.

Das Ganser'sche Bündel ist auf seinem ventralwärts verlaufenden Weg bereits in den ventralen Abschnitt von R^1 gelangt. Auf der Figur wird es von dem zu $Bc + Z$ führenden Strich gerade durchschnitten.

Lateral von dem Ganser'schen Bündel sieht man zahlreiche Fasern aus der Gegend des hinteren Längsbündels ventralwärts ziehen. Auch diese Fasern habe ich bereits 1899 beschrieben (l. c. p. 354). Der definitive Verbleib dieser Fasern ist sehr schwer festzustellen. Die Mehrzahl scheint in der grauen Substanz zu beiden Seiten des Abschnitts R^3 der Raphe (siehe oben) zu endigen.

Die Hemisphäre zeigt entsprechend der Wölbung des Hirnstammes eine concave Medialfläche. Furchen fehlen vollständig. Auf der Figur sind einige bei der Härtung entstandene Risse zu sehen. Nur die Fissura rhinalis lateralis ist eben zu erkennen; sie liegt gerade *Vs* gegenüber auf der ventrolateral abfallenden Rindenfläche. Von der Fissura hippocampi ist hier noch nichts zu sehen. Die Rinde ist — im Vergleich mit höheren Säugethieren — im Allgemeinen ungewöhnlich breit. Bei *Sh* beginnt sich eben die Lichtung des Seitenhorns zu öffnen. Letzteres ist also gerade im hintersten Theil seines bogenförmigen Verlaufs getroffen. Medialwärts geht es in das Oberhorn über, welches hier gleichfalls sich eben erst öffnet. Die grosse graue Masse, welche das Innere der Hemisphäre einnimmt, ist der Nucleus lenticulo-

1) Am beweisendsten sind die Schnitte auf Objecttr. XII.
2) Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, Leipzig 1899, p. 287 und Fig. 251.

striatus (*Nlstr*). Er wird mit Ausnahme seiner medialen Fläche von einem breiten Ring weisser Substanz umgeben, der auf der Figur dunkel schwarz erscheint. Dieser Ring ist als Capsula externa zu bezeichnen. Seine Fasern verlaufen in den dorsalen Abschnitten der Oberfläche parallel und sind daher auf lange Strecken zu verfolgen. Bei *Sh* angekommen, setzen sie sich in die Decke des Oberhorns fort. In den ventralen Abschnitten ziehen die Fasern vorwiegend ventrodorsal und enden kurz abgeschnitten am Rand des Nucleus lenticulostriatus. Nach aussen von dem Ring der Capsula externa liegt das eigentliche Marklager der Hemisphären. Es zeigt vorzugsweise quergetroffene Fasern und erscheint daher erheblich heller. Es ist mit *Hml* (Hemisphärenmarklager) bezeichnet. Es wird übrigens auch von vielen radiären, also auf der Figur längsgetroffenen Fasern durchsetzt. Zum Theil schliessen sich diese zu kompacten Bündelchen zusammen, welche den Ring der Capsula externa durchbrechen und sich in die zahlreichen Bündelschnitte fortsetzen, welche man allenthalben im Nucleus lenticulostriatus findet; einzelne scheinen sich auch der Capsula externa in dorsomedialer Richtung anzuschliessen. — Auf der medialen Seite des Nucleus lenticulostriatus findet man ein sehr complicirtes Fasergemenge. Man kann nämlich unterscheiden:

1) Fasern, welche fast genau dorsoventral verlaufen und den medialen Rand des Nucleus lenticulostriatus umsäumen; sie liegen am weitesten lateral;

2) Fasern, welche mehr schräg in dorsomedialer Richtung ziehen; sie gehören, wie Verfolgung der Serie in caudaler Richtung lehrt, der Capsula externa an und umziehen die hintere Fläche des Nucleus lenticulostriatus; endlich

3) Fasern, welche wie die sub 1 genannten dorsoventral ziehen, aber weiter medial liegen; sie gehören vielleicht bereits der Alveusformation an.

Ausdrücklich möchte ich schon jetzt auf das Marklager (*Mdm*) im Bereich der dorsalen Ventrikelrinne (vergl. Abhandlung 2, p. 190ff.) aufmerksam machen. Hier treffen in diesem Niveau einfach die lateralen und die medialen Fasern der Capsula externa zusammen.

Die Rinde zeigt allenthalben bei der Pal'schen Färbung einen etwa gleichartigen Bau. Die Ammonsformation fehlt noch. Auch Pallium und Rhinencephalon heben sich auf Pal-Präparaten nicht scharf gegen einander ab. Nur der Faserreichthum der Rinde ist manchen Schwankungen unterworfen. Besonders faserarm ist z. B. das bei *mv* gelegene Rindengebiet.

Fig. 32 (Objecttr. XVI, Schnitt 5) zeigt im Stammtheil nur unbedeutende Veränderungen. Die hinteren Vierhügel sind bereits stark reducirt und werden von den vorderen (*Cqa*) überlagert. In den letzteren ist bereits das oberflächliche Mark (an diesem endet zufällig gerade der Strich von *Cqa*) und das mittlere Mark zu erkennen. Oberflächliche Querfasern der Brücke überschreiten die Mittellinie nicht mehr. Das Ganglion interpedunculare ist bereits deutlich erkennbar (*Gip*). Oberhalb desselben liegen die präpontinen Querbündel (vergl. p. 89). Die Kreuzung der secundären Trigeminusbahn hat sich schon fast ganz erschöpft. Statt dessen haben nunmehr die Bindearme mit ihrer Kreuzung begonnen, und zwar etwa gleichzeitig die dorsalsten und die ventralsten Bündel, während die mittleren Bündel noch weiter von der Mittellinie entfernt sind.

Besonders bemerkenswerth ist das Verhalten des dorsalsten Rapheabschnittes. Hier haben sich jetzt mehrere median zwischen den beiden hinteren Längsbündeln gelegene Bündelquerschnitte formirt. Diese Fasern scheinen grösstentheils aus den mittleren Abschnitten der Haube zu kommen; wenigstens sieht man zahlreiche Haubenfasern ventral von dem hinteren Längsbündel in die Raphe eintreten und in dieser bogenförmig zu den besagten Bündelquerschnitten aufsteigen. Weiterhin steuert wohl auch die Meynert'sche Kreuzung Fasern bei.

Die ventrale Entbündelung des hinteren Längsbündels ist fast versiegt. Dem GANSER'schen Bündel scheinen noch immer Nachzüglerfasern zu folgen.

Bemerkenswerther sind die Veränderungen im Bereich der Grosshirnhemisphäre. Das Oberhorn *Oh* zeigt bereits die charakteristische hakenförmige Umbiegung *Oh'*. Die Fissura rhinalis lateralis liegt noch fast genau an derselben Stelle. Sie ist auf der Figur unbezeichnet geblieben.

Der Nucleus lenticulostriatus grenzt jetzt mit seiner ganzen Medialfläche an den Seitenventrikel und ist hier von einem sehr schmalen Fasersaum [1]) überzogen. Man kann in seinem Innern einen medialen faserarmen und einen lateralen, von zahlreichen Bündelquerschnitten durchsetzten Theil unterscheiden. Die letzteren durchbrechen grösstentheils die Capsula externa und ziehen als Radiärbündel zur Rinde. Das Hemisphärenmarklager enthält ausser diesen Radiärbündeln zahlreiche nicht zu Bündeln zusammengeordnete quergeschnittene Fasern. Bei *Hml'* sind die Fasern der Capsula externa jetzt dorsolateral gerichtet.

Der Medialfläche des Nucleus lenticulostriatus gegenüber liegt bereits Alveusformation.

Besonders bemerkenswerth ist der Punkt *y*. An dieser Stelle lässt weiterhin der Seitenventrikel die Fasermassen des Hirnstammes in die Hemisphäre eintreten. Auf die enorme Differenz der Entwickelung und Lage des Nucleus lenticulostriatus bei *Ornithorhynchus* im Vergleich zu den höher stehenden Placentaliern muss ich hier nochmals ausdrücklich hinweisen, da sie bisher weder von anderen Autoren noch von mir selbst genügend betont worden ist. Am markantesten tritt sie hervor, wenn man beispielsweise einen Schnitt durch das menschliche Gehirn (vergl. z. B. OBERSTEINER's Abbildung in der Anleitung bei dem Studium des Baues der nervösen Centralorgane, 4. Aufl. 1901, Fig. 171) mit dem auf Fig. 32 dieser Abhandlung abgebildeten Schnitt des *Ornithorhynchus*-Gehirns vergleicht. Der Nucleus caudatus bildet auf ersterem einen schmalen, eben wahrnehmbaren Körper in der Lateralwand des Seitenventrikels, während er auf letzterem ein mächtiges Gebilde darstellt, welches über die Hälfte der Hemisphärenbreite einnimmt. Man kann geradezu sagen, dass der „Schweif" des Nucleus caudatus bezw. des mit ihm untrennbar verschmolzenen Nucleus lentiformis oder mit anderen Worten des Nucleus lenticulostriatus hier scheinbar zu einem zweiten Kopf geworden ist.

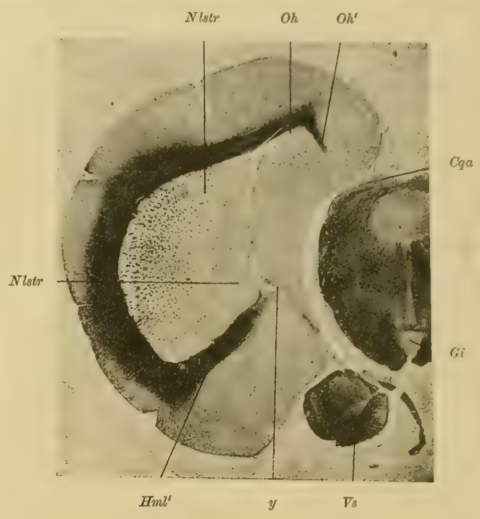


Fig. 32. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus* (Objecttr. XVI, Schn. 5) an der Grenze von vorderen und hinteren Vierhügeln. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3,6:1. *Cqa* hintere Kuppe des vorderen Vierhügels. *Gip* Ganglion interpedunculare. *Hml'* ventraler Theil des Hemisphärenmarklagers- und der Capsula externa. *Nlstr* Nucleus lenticulostriatus. *Oh* Oberhorn, *Oh'* hakenförmige Umbiegung des Oberhorns. *Vs* sensible Trigeminuswurzel. *y* siehe Text.

Der Schatten, der vom Punkt *y* schräg ventromedialwärts zieht, ist durch eine Fältelung des Präparates entstanden.

Fig. 33 (Objecttr. XX, Schnitt 3) stellt einen Schnitt aus dem Niveau der vorderen Vierhügel dar. Das Stratum opticum des vorderen Vierhügels (*Strocqa*) ist jetzt sehr mächtig entwickelt. In seinem Bereich sammeln sich die corticopetalen Fasern bereits in kleinen Bündelchen. Die Schleifenschicht des vorderen Vierhügels (*Strlcqa*) ist jetzt gleichfalls gut entwickelt. Auf den vorausgegangenen Schnitten war ihre Ent-

1) Hier scheinen auch schon einzelne Fasern der Stria cornea zu verlaufen.

stehung aus der medialen Schleife bequem zu verfolgen. Ob auch die laterale Schleife noch Fasern zur Vordervierhügelschleife beisteuert, lässt sich bei *Ornithorhynchus* nicht ganz bestimmt entscheiden. Sehr bemerkenswerth ist auch, dass ein unverhältnissmässig grosser Theil der medialen Schleife nicht zur Vordervierhügelschleife zieht, sondern im Haubengebiet bleibt.

Im basalsten Theil des Höhlengraues ist dicht neben der Mittellinie der Oculomotoriuskern aufgetaucht. Die aus ihm entspringenden Wurzelbündel ziehen nicht, wie bei *Echidna*, erst in longitudinaler Richtung, sondern wenden sich direct ventralwärts. — Bemerkenswerth sind die zahlreichen Radiärfasern, welche aus dem Vierhügelgrau und zwar namentlich aus dem Stratum opticum in das Höhlengrau eindringen.

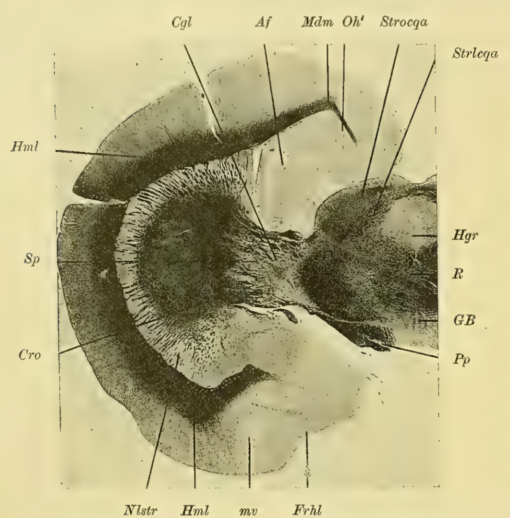


Fig. 33. Querschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus* im Bereich der vorderen Vierhügel. Serie b, Objecttr. XX, Schn. 3. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3,6:1. *Af* Ammonsformation. *Cgl* Corpus geniculatum laterale. *Cro* Stabkranz des Corpus geniculatum laterale. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis. *GB* GANSER'sches Bündel. *Hgr* Höhlengrau. *Hml* Hemisphärenmarklager. *mv* faserarmes medioventrales Rindengebiet. *Mdm* dorsomediales Marklager. *Nlstr* Nucleus lenticulostriatus. *Oh'* Haken des Oberhorns. *Pp* Pes pedunculi. *R* Raphe. *Sp* Nucleus spongioides. *Strlcqa* Stratum lemnisci corpp. quadr. antt. *Strocqa* Stratum opticum corpp. quadr. antt.

Das Medianbündel des dorsalsten Rapheabschnittes (vergl. p. 864) ist noch immer an Ort und Stelle geblieben. Auf Schnitten, welche zwischen den auf Fig. 32 und 33 abgebildeten liegen, war es so mächtig, dass es fast den ganzen dorsalen Abschnitt der Raphe ausfüllte. Die Faserkreuzungen in diesem Gebiet gehören bereits der MEYNERT'schen Kreuzung an. Im ventralen Haubengebiet ist die Bindearmkreuzung in vollem Gang. Das GANSER'sche Bündel (*GB*) hat das Ganglion interpedunculare erreicht.

Aus dem p. 862 erwähnten Querstreifen grauer Substanz ist jetzt die Substantia nigra hervorgegangen. Sie bildet eine schmale Schicht, welche sich nur medialwärts etwas verbreitert und hier einerseits in die Substantia perforata posterior (mit dem Ganglion interpedunculare) übergeht und andererseits in ein Maschenwerk grauer Substanz in dem medialen Abschnitt des Fusses ausläuft (Substantia reticulata medialis pedis, vergl. p. 820). Der Schnitt ist im Bereich des Fusses — gerade an der Stelle, zu welcher der Bezeichnungsstrich führt — etwas eingerissen.

Inzwischen hat sich auch die Verbindung zwischen Grosshirnhemisphäre und Hirnstamm hergestellt. Auf der ventralen Oberfläche des Grosshirns ist jetzt die Fissura rhinalis lateralis (*Frhl*) besser ausgeprägt. Auf der dem Vierhügel zugewandten Fläche sieht man die hakenförmig abgebogene Fissura hippocampi in ihrem parietalen Verlaufsabschnitt. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man in ihrer unteren Lippe in charakteristischer Zeichnung die Fascia dentata. Ebenso ist die Ammonsformation (*Af*) und die Alveusfaserung in der medialen Ventrikelwand ohne weiteres erkennbar. Der temporale Verlaufsabschnitt der Fissura hippocampi ist kaum erkennbar. Der Haken des Oberhorns (*Oh'*) ist fast ganz unverändert geblieben, ebenso auch das dorsomediale Marklager (*Mdm*) und das seitliche Hemisphärenmarklager (*Hml*). Auffällig ist noch immer die Faserarmuth des medio-ventralen, an die Fissura rhinalis lateralis anstossenden Rindengebiets *mv* (vergl. Fig. 31).

Um so auffälliger ist die Umwandlung des centralen Gangliengebiets. Aus der compacten Masse des Nucleus lenticulostriatus ist ein schalenförmiger Körper geworden. Dies ist natürlich dahin zu ver-

stehen, dass auf den vorhergehenden Schnitten die Schale tangential getroffen war, während sie jetzt quergetroffen erscheint. Mit anderen Worten: der Nucleus lenticulostriatus umkleidet lateral und occipital schalenförmig die centralen Hemisphärengebilde, deren Besprechung nunmehr folgen soll. Es handelt sich bei den letzteren namentlich um den blassgrauen Körper *Sp*, welcher im Centrum der Schale liegt und etwas schwammiges Aussehen hat. Der mit *Sp* bezeichnete Strich auf Fig. 33 giebt ziemlich genau seine mediale Grenze an. Ist dieser Körper *Sp* als *Globus pallidus* aufzufassen oder gehört er zum Thalamus opticus? Im ersteren Fall würde die graue Masse, welche bei der Besprechung der Figg. 31 und 32 als Nucleus lenticulostriatus bezeichnet wurde, lediglich dem Corpus striatum (Nucleus caudatus) und dem Putamen des Nucleus lentiformis, nicht dem ganzen Nucleus lentiformis entsprechen.

Die Vergleichung mit *Echidna* und den Insectivoren führt zu keiner Beantwortung der Frage. Weder bei diesen (vergl. z. B. Fig. 18 der GANSER'schen Arbeit über das Maulwurfgehirn) noch bei jener (vergl. z. B. Fig. 16 und 17 dieser Monographie) reicht der Nucleus lenticulostriatus in so mächtiger Ausdehnung so weit occipitalwärts, und weder bei diesen noch bei jener findet sich der in Rede stehende Körper *Sp* in annähernd ähnlicher Form und Lage wieder. Auch das bei Beschreibung der Horizontalserie des *Echidna*-Gehirns geschilderte Intermediärgebiet (vergl. z. B. Fig. 22) bietet für den ersten Anblick nur sehr entfernte Analogie. Es müssen also andere Kriterien[1]) herangezogen werden. Als solche kommt namentlich die Lagebeziehung zur lateralen Opticuswurzel und zur Stria cornea (terminalis) in Betracht.

Ueber die Lagebeziehung zur lateralen Opticuswurzel ergeben die zwischen Fig. 32 und Fig. 33 fallenden Schnitte Folgendes. Die Fasern der lateralen Tractuswurzel, welche auf Fig. 33 sich in der Gestalt eines liegenden Kommas darstellt, brechen zum Theil zwischen *Sp* und dem vorderen Vierhügel durch, um dann im vorderen Vierhügelarm zum Stratum opticum des vorderen Vierhügels zu gelangen; zum Theil aber wenden sie sich lateralwärts gegen den Körper *Sp* hin und entziehen sich hier der weiteren Verfolgung. Auf Grund dieses Thatbestandes bin ich geneigt, *Sp* zum Thalamus opticus zu rechnen. Ebenso spricht für diese Auffassung die Lagebeziehung zur Stria cornea. Letztere ist bei stärkerer Vergrösserung ohne Schwierigkeit zu identificiren. Sie liegt im untersten Abschnitt der senkrecht abfallenden, dem Ventrikel zugekehrten Oberfläche des Nucleus lenticulostriatus. Auf den zwischen Fig. 32 und Fig. 33 fallenden Schnitten schlägt sich die Stria cornea im Bogen ventralwärts zum Schläfenlappen. Dabei schiebt sich *Sp* immer mehr medialwärts. Auf den an Fig. 33 sich frontalwärts anschliessenden Schnitten vollzieht sich derselbe Process: *Sp* kommt mehr und mehr medial von der Stria cornea zu liegen. Füge ich schliesslich hinzu, dass die Fussfaserung im Wesentlichen lateral von *Sp* aufsteigt, und dass die mediale Schleife wenigstens zu einem grossen Theil in *Sp* endet[2]), so wird man zugeben müssen, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit trotz der auffälligen Lage *Sp* zum Thalamus opticus zu rechnen ist.

Mit dieser Auffassung von *Sp* ist ein sehr merkwürdiger Thatbestand gegeben: der Sehhügel von *Ornithorhynchus* wölbt sich ganz auffällig weit lateral- und occipitalwärts vor und höhlt dabei gewissermaassen den Nucleus lenticulostriatus aus, so dass er von dem letzteren schalenförmig umgeben wird. ELLIOT SMITH scheint, wie eine Abbildung eines Horizontalschnittes ergiebt, zu derselben Auffassung gelangt zu sein, wenn er auch im Text nirgends ausdrücklich die Besonderheiten dieses Verhaltens hervorhebt[3]). Bei keinem anderen Säuger findet sich eine analoge Auswölbung des Sehhügels, und auch die Saurier

---

1) Unsere histologische Differenzirung des Sehhügels und des Globus pallidus ist noch nicht so weit vorgeschritten, dass sie zu sicheren Schlüssen verwendet werden könnte.

2) Auf das letzte Argument lege ich am wenigsten Gewicht, da bekanntlich ein Theil der Fasern der medialen Schleife bei vielen Säugern im Globus pallidus endigt.

3) The structure of the cerebral hemisphere of *Ornithorhynchus*. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXX, p. 473, Sch. 5.

bieten nur ganz entfernte Analogien. Bezüglich des Aufbaues erinnert *Sp* einigermaassen an die zone réticulée ou grillagée von DEJERINE[1]).

Es erhebt sich nun weiter die Frage, ob der Körper *Sp* einem bestimmten Thalamuskern gleichgesetzt werden kann. Hiermit hängt eng die Frage nach der Identification des Corpus geniculatum laterale und mediale zusammen, welche bei der makroskopischen Untersuchung, wie bereits früher hervorgehoben, sich überhaupt nicht sicher hat ausführen lassen. Die Schwierigkeiten, welche bei *Echidna* bezüglich dieser Körper zu überwinden waren, sind hier noch erheblich grösser. Mit Sicherheit lässt sich sofort nur das Ganglion habenulae dank seinen Beziehungen zum Fasciculus retroflexus und zur Habenula identificiren. Es taucht erst auf Ojecttr. XXIX auf und wird vom Fasciculus retroflexus erst auf Objecttr. XXXI erreicht[2]). Für die Identification des Corpus geniculatum laterale ist insofern ein bestimmter Anhaltspunkt gegeben, als die Hauptmasse der Tractusfasern hier endet[3]). Danach unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass das breite graue Feld, welches sich lateral an die Substantia nigra anschliesst, als Corpus geniculatum laterale zu bezeichnen ist. Der mit *Cgl* bezeichnete Strich entspricht etwa seiner dorsalen Grenze. In der Nische zwischen dem vorderen Vierhügel und der Stria cornea, lateral von dem hinteren Vierhügelarm taucht als flache Erhebung eben das Corpus geniculatum mediale auf. Dass dieses erst in so geringem Umfang, das C. geniculatum laterale hingegen schon in so grossem Umfang erscheint, hängt mit der schrägen Schnittrichtung (vergl. Anm. 3) zusammen. Eine Sonderung von Corp. geniculatum laterale ventrale und dorsale, wie sie bei *Echidna* vorlag, kann bei *Ornithorhynchus* nur mit Zwang durchgeführt werden. Die mit *Cro* bezeichnete Faserung ist wahrscheinlich als Stabkranz des Corpus geniculatum laterale aufzufassen.

Legt man nun diese Bestimmungen zu Grunde und berücksichtigt man die unten näher zu schildernde weitere Verschiebung der grauen Massen, so scheint es am nächsten zu liegen, den Körper *Sp* mit dem lateralen hinteren Sehhügelkern zu homologisiren. Ich gebe jedoch gern zu, dass diese Homologie nicht streng zu erweisen ist, und dass der Körper *Sp* überhaupt eine ganz eigenartige Bildung darstellt. Ich will ihn daher auch als Nucleus spongioides bezeichnen. Sehr nahe liegt natürlich auch der Gedanke, seine auffällig starke Entwickelung zu der ebenso auffälligen Entwickelung der Trigeminusbahn in Beziehung zu setzen.

An den ventralen Theil des Nucleus lenticulostriatus schliessen sich zwei graue Massen an, eine kleinere und faserärmere, welche dorsolateral liegt, und eine grössere und faserreichere, welche mehr ventromedial liegt. Wahrscheinlich handelt es sich um Homologa des Mandelkerns. Ich will sie als Amygdala dorsalis und ventralis bezeichnen. Ventral von dem Tractus opticus ist die Faserung der Stria cornea zum zweiten Mal getroffen. Ihre Fasern ziehen hier grösstentheils schräg ventromedialwärts und bleiben daher auch wenigstens zum Theil medial von der Hauptmasse des Mandelkerns.

Medial von den Mandelkernen ist als äusserst feiner Schlitz eben noch der Rest des Unterhorns zu erkennen.

Fig. 34 (Objecttr. XXIII, Schnitt 6) fällt in das vorderste Bereich der vorderen Vierhügel. Im Bereich der Basis ist das Corpus mamillare getroffen.

Die Commissur oberhalb des Aquäductes ist noch die vordere Vierhügelcommissur. Der Durchbruch der Commissura posterior erfolgt erst auf Objecttr. XXVI, Schn. 2. Der Augenschein lehrt, dass die Kreuzungsfasern der vorderen Vierhügelcommissur ausschliesslich oder fast ausschliesslich aus dem

1) Anatomie des centres nerveux, Paris 1895, Tome I, z. B. p. 634 ff. oder Fig. 317 ff.

2) Dabei ist zu bedenken, dass die ganze Serie nicht eine frontal, sondern schräg geschnittene ist, so dass der Schnitt an der Basis erheblich weiter frontal liegt als in seinem oberen Abschnitt.

3) Auf der Figur ist der Tractus opticus vom Hirnstamm künstlich etwas losgelöst.

Stratum lemnisci kommen. Dorsal von den Kreuzungsfasern schlägt sich noch eine ziemlich breite Brücke faserärmerer grauer Substanz vom linken zum rechten Vierhügel. Sie ist auf der Figur mit *CgrCqa* bezeichnet. Die charakteristischen Bündelquerschnitte des Stratum opticum reichen nicht bis hierher, vielmehr finden sich hier nur zerstreute längs- und quergeschnittene Fasern. Man gewinnt daher den Eindruck, dass diese graue Commissur vorzugsweise dem oberflächlichen und mittleren Grau angehört, also der Schicht 1 und 3 der p. 808 gegebenen Eintheilung. Jedenfalls kann von einer so vollständigen Unterbrechung des oberflächlichen Grau, wie sie KÖLLIKER[1]) mit Recht für das Kaninchen beschreibt, nicht die Rede sein. Damit hängt es wohl auch zusammen, dass der Sulcus quadrigeminus medianus bei *Ornithorhynchus* sehr viel seichter ist als bei dem Kaninchen (vergl. Fig. 570 von KÖLLIKER, l. c.). Auch bildet der Grund keine scharfe Kante, sondern eine schmale Fläche. Ich ziehe es daher auch vor, von einer Fossa quadrigemina mediana zu sprechen.

Bezüglich der Schichtung der vorderen Vierhügel ergiebt der auf Fig. 34 dargestellte Schnittt nichts Neues. Ich trage nur noch einige Punkte nach. Das Stratum opticum erweist sich, wenn man es im Verlauf der ganzen Serie verfolgt, doch weniger einfach, als es gewöhnlich beschrieben wird. Man findet nämlich ausser der wohlbekannten Lage der kleinen Bündelquerschnitte eine diffuse Faserlage, welche nach aussen von der erstgenannten liegt. Auf Fig. 32 und 33 herrscht diese diffuse Schicht noch durchaus vor. Erst seit Fig. 33 bezw. Objecttr. XX hat sich die bündelförmige Schicht in zunehmender Mächtigkeit zwischen die diffuse Schicht und das Stratum lemnisci eingeschoben. Ich schlage vor, die beiden Lagen als Substratum fasciculatum und Substratum diffusum (oder auch als Stratum opticum fasciculatum und Stratum opticum diffusum) zu bezeichnen. Beide entbündeln sich später in den vorderen Vierhügelarm (nach Zellunterbrechung). — Eine zweite Bemerkung betrifft das Stratum zonale. Bei *Ornithorhynchus* ist ein solches recht gut ausgebildet. Bei genauerer Untersuchung kann man sogar nach aussen von dem Stratum opticum diffusum noch zwei weisse Schichten unterscheiden. Die erste dieser beiden Schichten liegt in den lateralen Theilen des vorderen Vierhügels ganz oberflächlich. Auf Fig. 32 ist sie als schwarzer Contour sichtbar. Medialwärts setzt sie sich aber in eine Faserlage fort, welche fast 200 μ unter der Oberfläche liegt. Auf Fig. 32 ist dieser mediale Abschnitt als feiner grauer Streifen sehr gut sichtbar. Der Strich von *Cqa* endet genau an dem Streifen. Die zweite Schicht ist überhaupt nur in dem medialen Abschnitt des vorderen Vierhügels vorhanden. Sie liegt ganz oberflächlich. Auf den Figg. 32—34 ist sie nur als schwarzer Contour sichtbar. Zwischen dem oberflächlichen (lateralen) Abschnitt der ersten Schicht und

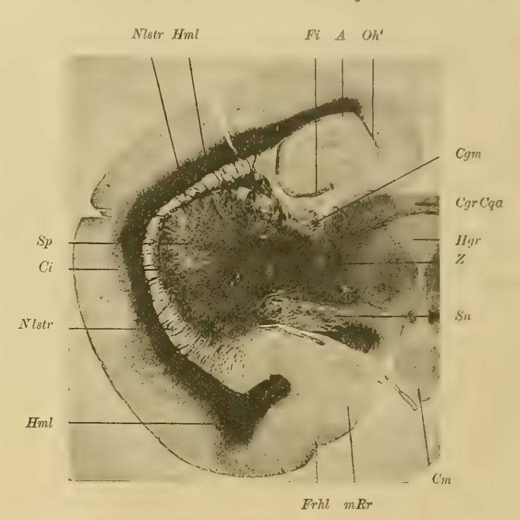


Fig. 34. Querschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus* im vorderen Bereich der vorderen Vierhügel. Serie b, Objecttr. XXIII, Schn. 6. PAL'sche Färbung. Vergr. ca. 3,7 : 1. *A* Alveus. *Cgm* Corpus geniculatum mediale. *CgrCqa* Commissura grisea corpp. quadr. antt. *Ci* Capsula interna, hinterer Schenkel. *Cm* Corpus mamillare. *Fi* Fimbria. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis. *Hgr* Höhlengrau. *Hml* Hemisphärenmarklager. *mRr* mediale Rhinencephalonrinde. *Nlstr* Nucleus lenticulostriatus. *Oh'* hakenförmige Umbiegung des Oberhorns. *Sn* Substantia nigra. *Sp* Nucleus spongioides. *Z* siehe Text.

1) Handbuch der Gewebelehre, 1893, p. 410. Bei der Ratte scheinen ähnliche Verhältnisse wie bei *Ornithorhynchus* vorzuliegen, vergl. z. B. RAMÓN Y CAJAL, Sist. nerv. de los vertebrados, Fig. 469.

der zweiten Schicht bleibt ein kleines Stück der Vierhügeloberfläche frei von Faserbelag. Auf einigen Schnitten gewinnt man den Eindruck, als ob hier die Fasern der zweiten Schicht wenigstens zum Theil in die erste übergingen. Jedenfalls gehen schliesslich alle Fasern beider Schichten in die dorsalste Lage des vorderen Vierhügelarms über.

Das Höhlengrau (*Hgr*) zeigt auf der Ebene der Fig. 34 nicht mehr viele Radiärfasern. Man findet vielmehr anscheinend regellos die verschiedensten Verlaufsrichtungen. Bemerkenswerth sind feine Fasern, die aus dem grauen oberen Abschnitt der vorderen Vierhügelcommissur senkrecht ventralwärts durch den weissen unteren Abschnitt der vorderen Vierhügelcommissur hindurchziehen und sich in der Umgebung der Dachfurche des Aquäductes zu einem feinen Längsbündel zu sammeln scheinen.

Von dem Oculomotoriuskern ist bereits nichts mehr zu sehen. Der Rest der Oculomotoriuswurzel ist nahe der Basis als ein kurzer schwarzer Strich zu sehen (ventrolateral vom Fasciculus retroflexus).

Die Raphe zeigt ein wesentlich anderes Aussehen als auf dem zuletzt besprochenen Schnitt. Ihr Medianbündel ist fast ganz verschwunden. Im dorsalen Theil der Raphe ziehen ziemlich zahlreiche Fasern aus dem Höhlengrau ventralwärts. Etwa in der mittleren Höhe der Raphe kommt eine schleifenartige Kreuzung zu Stande, welche auch auf der Figur zu erkennen ist. Die Fasern dieser Kreuzung scheinen aus den unmittelbar benachbarten Haubenabschnitten zu stammen. Jedenfalls ist nicht ausgeschlossen, dass diese schleifenartige Kreuzung der Raphe den proximalsten Rest der Kreuzungen des Medianbündels der Raphe darstellt. Ich möchte jedoch meinerseits auch nicht ausschliessen, dass es sich um die Forel'sche ventrale Haubenkreuzung, also um die Kreuzung des sogenannten Monakow'schen Bündels handelt. Immerhin liegt die schleifenförmige Kreuzung bei einer solchen Deutung auffällig weit dorsal. Der basalste Theil der Raphe entspricht dem Pedamentum medianum und ist sehr faserarm. Rechts und links von ihm liegt der Querschnitt des Fasciculus retroflexus. Auf der Figur stellt er sich als ein dunkler Fleck dar, welcher von dem mit *Sn* bezeichneten Strich beiderseits durchquert wird.

Das Pedamentum laterale ist sehr faserarm.

Das hellere Gebiet oberhalb des Fasciculus retroflexus gehört zum Theil zum rothen Kern.

Das dunkelschwarze Feld des Pes pedunculi hebt sich sehr scharf ab. Eine Substantia reticulata medialis pedis ist nur angedeutet. Oberhalb des Pes pedunculi liegt noch die Substantia nigra. Der mit *Sn* versehene Strich endet an der lateralen Grenze der Substantia nigra. Das lateral an den Pes pedunculi und die Substantia nigra sich anschliessende schwarz und weiss gestreifte Gebiet ist das Corpus geniculatum laterale (vergl. p. 868). Das grosse dunkle Gebiet *Z* oberhalb des Corpus geniculatum laterale ist aus sehr verschiedenen Faserzügen zusammengesetzt. In erster Linie kommt ein Zuzug aus der medialen Schleife in Betracht; doch bleibt ein Rest derselben medial, etwa zwischen dem rothen Kern und *Z* zurück, der sich erst etwas später ebenfalls dorsolateralwärts wendet und dem Feld *Z* zugesellt. Dazu kommen ferner Fasern, welche direct aus den lateralen Theilen der Haube hervorgehen, und endlich Fasern, welche in spinaleren Ebenen aus dem Fussareal in das Areal *Z* übergetreten sind[1]). Die ausserordentliche Ausdehnung des Feldes *Z* hängt offenbar mit der starken Entwickelung der Trigeminusbahnen bei *Ornithorhynchus* zusammen. Auf der Figur ist die Bezeichnung *Z* an die laterale Grenze des Gebietes *Z* gesetzt.

Der hintere Vierhügelarm war auf Fig. 32 als schwarzes Randfeld unterhalb der vorderen Vierhügelkuppe zu erkennen. Auf Fig. 33 hat er noch dieselbe Lage (medial vom Corpus geniculatum mediale). Auf Fig. 34 hat er sich in einzelne kleine Bündel aufgelöst, welche im Wesentlichen ventral vom Corpus geniculatum mediale liegen. Auf den folgenden Schnitten zerstreuen sich diese Bündel in lateraler

---

1) Diese letzteren Fasern ziehen an dem lateralen Ende der Substantia nigra vorbei.

Richtung und entziehen sich der weiteren Verfolgung. Jedenfalls gelangen sie keineswegs alle zum Corpus geniculatum mediale (s. unten), sondern ziehen zum Theil ventral unter diesem weg. Ausdrücklich möchte ich an dieser Stelle nochmals betonen, dass eine Durchmusterung der ganzen Serie von Objecttr. XII bis XXIII keinen Zweifel darüber lässt, dass der hintere Vierhügelarm bei *Ornithorhynchus* seine Fasern nur zum kleineren Theil aus dem gleichseitigen Kern (oberen und unteren) der lateralen Schleife bezieht. Die Mehrzahl seiner Fasern kommt zweifellos aus

1) dem gleichseitigen oberflächlichen Hintervierhügelgrau,

2) dem gleichseitigen tiefen Hintervierhügelkern und

3) der Commissur der hinteren Vierhügel.

Die unter 3) genannten Fasern lassen sich auf der anderen Seite grösstentheils zum tiefen Hintervierhügelkern verfolgen. Die Angaben von Van Gehuchten [1]) und Rothmann [2]), wonach nach Zerstörung des hinteren Vierhügels keine Degeneration im Hintervierhügelarm auftreten soll, würden also für *Ornithorhynchus* sicher nicht zutreffen. Ich kann ihre Richtigkeit übrigens auch für Hund und Kaninchen nicht anerkennen. Sie stehen auch mit den Angaben von Lewandowsky [3]), der an Hunden und Katzen operirt hat, in Widerspruch. Letzterer Autor geht andererseits gewiss zu weit, wenn er jeden Faserzug aus dem lateralen Schleifenkern zum Hintervierhügelarm bestreitet. Bei *Ornithorhynchus* ist ein solcher Faserzug gar nicht zu bezweifeln, und auch für die Carnivoren scheint er mir sichergestellt.

Grosse Schwierigkeiten bietet die Region des Corpus geniculatum mediale. Es handelt sich um das mit *Cgm* bezeichnete Gebiet, welches schon p. 868 erwähnt wurde. Es tritt in der That bereits auf Objecttr. XIX auf. Hier empfängt es auf seiner ventromedialen Seite einen ziemlich starken Faserzuzug, der sich auffällig weit spinalwärts verfolgen lässt. Ich habe den bestimmten Eindruck, dass der schwarze randständige Fasersaum auf Textfig. 31, welcher weit ventral vom Hintervierhügelarm und lateral von *Lm* liegt, ganz wesentlich zu diesem Faserzuzug beiträgt. Die letzte Herkunft dieser Fasern sicher zu bestimmen, ist mir leider nicht gelungen. Man gewinnt den Eindruck, dass die Fasern aus der lateralen Schleife, bezw. aus deren Kern (und zwar dem unteren) kommen könnten. Ist dies der Fall, so würde es sich um eine dem Hintervierhügelarm homologe Bahn handeln, welche den unteren lateralen Schleifenkern mit dem Corpus geniculatum mediale in ähnlicher Weise verknüpft, wie der Hintervierhügelarm das Hintervierhügelganglion und den oberen lateralen Schleifenkern mit dem Corpus geniculatum mediale verbindet.

Einen zweiten Faserzug empfängt das Corpus geniculatum mediale an seinem hinteren Pol von der ventralen Seite. Diese Fasern lassen sich bis in den Tractus opticus verfolgen, sind also wohl als mediale oder hintere Tractuswurzel aufzufassen.

Der Faserzug aus dem Hintervierhügelarm zum Corpus geniculatum mediale wurde oben bereits erwähnt.

Eine vierte Faserverbindung des Corpus geniculatum mediale ist in einem Bündel gegeben, welches fast rein ventral absteigt und sich im Corpus geniculatum laterale verliert.

Ein fünfter und letzter Faserzug entströmt dem Corpus geniculatum mediale in ventrolateraler Richtung, um sich nach kurzem Verlauf im Bogen lateralwärts zu wenden. Dies ist der Stabkranz des Corpus geniculatum mediale.

Nicht leicht ist die laterale Grenze des Corpus geniculatum mediale zu bestimmen. Es frägt sich nämlich, ob der lateral von dem mit *Cgm* bezeichneten Strich gelegene Theil überhaupt noch zum Corpus

1) Névraxe, 1903, p. 299. An welchen Thieren Van Gehuchten operirt hat, ist nicht bestimmt angegeben; überhaupt sind seine Angaben nur kurz und offenbar provisorisch.

2) Neurol. Centralbl., 1907, p. 922.

3) Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri. Neurobiol. Arbeiten, 1904, p. 85.

geniculatum mediale gehört oder bereits als Thalamuskern, vielleicht auch als Corpus geniculatum laterale dorsale aufzufassen ist. Ich sehe auch in der That keinen Weg, in dieser Frage zu einer endgültigen Entscheidung zu gelangen [1]).

Das Corpus mamillare ist mit *Cm* bezeichnet. Der Bezeichnungsstrich endet an seinem vorderen unteren Rand. Das kleine, knopfförmig sich anschliessende Areal unterhalb *Cm* ist der hinterste Theil des Tuber cinererum. Es ist bereits angeschnitten, da die Serie nicht genau frontal geschnitten ist.

Im Hemisphärentheil sind nur sehr wenige Veränderungen eingetreten. Ich kann daher im Allgemeinen auf die Besprechung der Textfig. 33 zurückverweisen. Besondere Erwähnung bedarf nur der halbkreisförmige Markstreifen, welcher jetzt sehr deutlich zwischen dem Nucleus lenticulostriatus und dem Nucleus spongioides thalami liegt. Er ist wohl sicher als hinterer Schenkel der Capsula interna aufzufassen. Damit stimmt auch die Lagebeziehung zum Nucleus caudatus bezw. lenticulostriatus überein. Die Bündel, welche die innere Kapsel quer durchbrechen, lassen sich zum Theil noch weit bis in die Masse des Nucleus spongioides verfolgen. Es scheint, dass letzterer sein schwammähnliches Aussehen vorzugsweise dem Durchbrechen dieser Bündel verdankt. Sobald die Bündel in der Capsula interna angelangt sind, setzen sie zum Theil ihren radiären Verlauf fort, durchbrechen also zuerst den Nucleus lenticulostriatus, dann die Capsula externa und dringen dann in das Hemisphärenmarklager (*Hml*) ein. Zum Theil wenden sie sich auch in der Capsula interna erst ein Stück ventralwärts oder dorsalwärts, kehren dann erst wieder in die radiäre Richtung zurück und dringen nun in den Nucleus lenticulostriatus ein.

Der hintere Schenkel der inneren Kapsel setzt sich also auf Frontalschnitten in dieser Gegend aus folgenden Faserkategorien zusammen:

1) längsgeschnittenen, rechtwinklig die innere Kapsel durchbrechenden Bündeln,
2) längsgeschnittenen, streckenweise der Längsrichtung der inneren Kapsel folgenden Durchbrechungsbündeln,
3) quergeschnittenen, nicht zu Bündeln zusammengeordneten, ganz zerstreuten Fasern, wie sie neben den Bündeln auch allenthalben im Nucleus spongioides sich finden [2]).

Ein besonderes Interesse beanspruchen auch die grauen Massen, welche zwischen Nucleus lenticulostriatus und Corpus geniculatum mediale, nahe der Ventrikeloberfläche, oberhalb des Nucleus spongioides auftauchen [3]). Die weitere Verfolgung der Serie wird ergeben, dass es sich um einen besonderen dorsalen Thalamuskern handelt. Ich bezeichne ihn vorläufig als β. Auf Pal-Präparaten erscheint er nicht so reinweiss wie der Nucleus lenticulostriatus, aber doch heller grau als der Nucleus spongioides.

Bemerkenswerth ist auch das verbreiterte obere Endstück der Capsula interna nahe der Ventrikeloberfläche. Es bleibt von der letzteren nur durch einen schmalen grauen Streifen getrennt, welcher den ventriculären Abschnitt des Nucleus lenticulostriatus mit dem Grau der Stria terminalis verbindet. Hierher gelangen Durchbrechungsbündel, welche den soeben erwähnten dorsalen Thalamuskern durchsetzt haben. Ziemlich scharf hebt sich auch ein Bündel quergeschnittener Fasern in unmittelbarer Nähe des Ventrikelgraues ab.

Die Hippocampusgegend ist fast ganz unverändert.

Die Fissura rhinalis lateralis schneidet in fast rein dorsoventraler Richtung ein. Die Amygdala dorsalis ist schon sehr zusammengeschrumpft. Die Amygdala ventralis ist noch ebenso mächtig. Sie hebt

1) Fasst man die seitliche graue Substanz als Thalamuskern, so erhält man eine topographische Anordnung, welche auf Frontalschnitten bei vielen Säugethieren bis zum Menschen (vergl. Dejerine, Anatomie des centres nerveux, Paris 1895, Tome I, Fig. 325 und 326) bekanntlich wiederkehrt.

2) Diesen Fasern verdankt der Nucleus spongioides seine graue Grundfarbe im Gegensatz zu der fast rein-weissen Grundfarbe des Nucleus lenticulostriatus.

3) Auf der Figur unbezeichnet.

sich äusserst scharf gegen die medial und ventral von ihr gelegene sehr faserarme Rindenformation ab. Lateral stösst sie an den Nucleus lenticulostriatus. Auch diese Grenze ist ziemlich scharf. In der Amygdala ventralis fehlen die dicken Durchbrechungsbündel des Nucleus lenticulostriatus gänzlich, andererseits werden ihre Zellen von einem Fasernetz umsponnen, welches dem Nucleus lenticulostriatus fast ganz abgeht. In dieser Beziehung gleicht letzterer der Amygdala dorsalis. Ausserdem sind wohl die Zellen der Amygdala ventralis im Ganzen auch etwas grösser als diejenigen des Nucleus lenticulostriatus. Die Stria terminalis sendet ihre Fasern hier grösstentheils zur medialen Rinde und zur Amygdala ventralis. An der Grenze der medialen Rinde und der Amygdala ventralis verdichten sich die Striafasern zu einem etwas stärkeren „Grenzbündel".

Fig. 35 stellt einen Schnitt dar (Objecttr. XXVII, Schnitt 2), der hart an der vorderen Grenze der vorderen Vierhügel geführt ist.

Auf Objecttr. XXVI, Schnitt 2 war, wie bereits erwähnt, der Durchbruch der Commissura posterior erfolgt. Oberhalb derselben ist noch die Faserkreuzung der vorderen Vierhügel eben sichtbar. In ziemlich dichten Massen ziehen die Fasern des Vordervierhügelarms aus dem vorderen Vierhügel, welcher sich hier als eine sehr breite flache Erhebung darstellt, lateralwärts. Die Fasern der hinteren Commissur wenden sich grösstentheils in ziemlich steilem Bogen zu dem DARKSCHEWITSCH'schen Kern. Ein kleineres Bündel, welches sich links auf der Figur sehr scharf abhebt, zieht zunächst fast rein lateralwärts, wendet sich aber schliesslich auch in einem grossen Bogen ventromedialwärts und scheint in der Gegend des rothen Kerns zu enden. Vielleicht handelt es sich auch um das von PROBST[1]) bei Hund und Katze nachgewiesene Bündel der medialen Schleife zur hinteren Commissur.

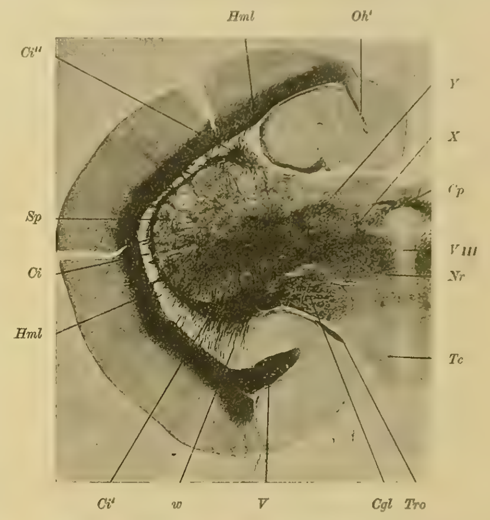


Fig. 35. Querschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus* unmittelbar hinter dem vorderen Rand der vorderen Vierhügel. Serie b, Objecttr. XXVII, Schn. 2. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3,6 : 1. *Cgl* Corpus geniculatum laterale. *Ci* Capsula interna, *Ci'* ihr verbreitertes unteres Endstück, *Ci''* ihr verbreitertes oberes Endstück. *Cp* Commissura posterior. *Hml* Hemisphärenmarklager. *Nr* Rest des Nucleus ruber. *Oh'* Haken des Oberhorns. *Sp* Nucleus spongioides. *Tc* Tuber cinereum. *Tro* Tractus opticus. *VIII* dritter Ventrikel. *V*, *w*, *X*, *Y* siehe Text.

Der 3. Ventrikel ist in grosser Ausdehnung getroffen: Die graue Brücke, welche ihn durchsetzt, ist nicht etwa die Commissura media — diese erscheint erst auf Objecttr. XXVIII, Schnitt 4 —, sondern der vordere obere Theil des Corpus mamillare, der sich in den Ventrikel etwas hineinwölbt und dank der geneigten Schnittrichtung noch eben getroffen ist. Die Fasern, welche sich in der Brücke kreuzen, gehören der Commissura supramamillaris bezw. der SCHNOPFHAGEN'schen Kreuzung an (vergl. p. 825). Die „Querfasern des Corpus mamillare" (vergl. p. 828) scheinen nur sehr spärlich vertreten zu sein.

Das Tuber cinereum (*Tc*) ist äusserst faserarm.

An der mit *Nr* bezeichneten Stelle liegen noch einige Zellen, die vielleicht noch zum rothen Kern zu rechnen sind. Dorsolateral von *Nr* liegt der Schiefschnitt des Fasciculus retroflexus. Der Fasciculus mamillaris princeps (KÖLLIKER) ist deutlich entwickelt. Er liegt hier lateral von der SCHNOPFHAGEN'schen

1) Experimentelle Untersuchungen über die Schleifenendigung etc. Arch. f. Psychiatrie, Bd. XXXIII.

Kreuzung, welche nur in ihrem mittelsten Theil getroffen ist. Man sieht auch bei stärkerer Vergrösserung sehr gut, dass sich die mehr grauen Bündel des Fasciculus thalamomamillaris dorsolateralwärts von den dunkleren des Fasciculus tectomamillaris abzweigen. Die Fornixsäule beginnt sich eben zu formiren, ist aber noch kaum als solche erkennbar.

Das Feld *Z* hat sich aufgelöst. Ein grosser Theil seiner Fasern hat sich lateralwärts und dorsolateralwärts entbündelt. Schärfer heben sich jetzt nur noch zwei Felder ab, welche auf der Figur mit *X* und *Y* bezeichnet sind.

Das Feld *X* fällt zum Theil mit dem Gebiet des DARKSCHEWITSCH'schen Kerns zusammen. Ich nehme an, dass es wenigstens zum Theil aus Fasern der Commissura posterior direct oder indirect entsteht und mit den Querschnittsfeld *cp* WERNICKE's identisch ist[1]).

Das Feld *Y* löst sich auf Objecttr. XXVI allmählich vom Gesammtfeld *Z* ab. Seine Gestalt ist etwa dreieckig. Ueber die Herkunft seiner Fasern vermag ich zur Zeit keine Auskunft zu geben.

Das Fussareal ist seit Objecttr. XXIII, Schnitt 6 sehr stark zusammengeschrumpft. Seine Fasern haben sich mehr und mehr lateralwärts durch das Grau des Corpus geniculatum laterale hindurchgedrängt. Im Bereich des letzteren entsteht daher ein sehr complicirtes Bild. Auch lässt sich schwer feststellen, wie weit etwa der als Corpus geniculatum laterale angesprochene Bezirk in seinem medialen Theil als Substantia reticulata pedis lateralis aufzufassen ist. Im medialsten Theil des Fussareals war zeitweise eine Substantia reticulata pedis medialis deutlich ausgeprägt.

Hand in Hand mit der Reduction des Fussareals geht die Reduction der Substantia nigra. Statt ihrer tritt oberhalb des Corpus geniculatum laterale ein Doppelkern auf, der auf der Figur sich dank seiner hellen Farbe sehr scharf abhebt. Ich fasse ihn als Corpus Luysii auf. Der Tractus opticus hat sich vom Hirnstamm bei dem Schneiden etwas losgelöst. Thatsächlich liegt er ihm eng an und giebt fortgesetzt Fasern in das mit *Cgl* bezeichnete Gebiet ab.

Ein äusserst complicirt aufgebautes Areal liegt lateral von *Cgl* (ventrolateral vom LUYS'schen Körper). Lateralwärts hängt es mit dem verbreiterten unteren Endstück der inneren Kapsel *Ci'* zusammen. Ich will dies eigenthümliche Areal im Folgenden kurz als *W* bezeichnen (auf der Figur fehlt die Bezeichnung). Ausser vielen quergeschnittenen Fasern der inneren Kapsel sieht man hier längsgeschnittene Bündel, welche aus der Capsula externa oder dem Hemisphärenmarklager stammen, das verbreiterte untere Endstück des Nucleus lenticulostriatus durchsetzen und in das Feld *W* eindringen. Auf der Figur sind sie mit *w* bezeichnnet. Aus dem Feld *W* lassen sie sich theils zum Nucleus spongioides, theils in die Gegend des Corpus Luysii verfolgen, theils scheinen sie auch aus dem Fuss zu stammen und also wahrscheinlich der temporalen Brückenbahn anzugehören.

Der Thalamuskern *β* hat erheblich an Umfang zugenommen. Allerdings sind seine Grenzen nichts weniger als scharfe. Das verbreiterte obere Endstück der Capsula interna (*Ci''*) lagert sich zwischen das ventriculäre Endstück des Nucleus lenticulostriatus und den Kern *β*. Vergl. p. 872.

Schliesslich möchte ich die Aufmerksamkeit auf das Feld *V* lenken, das sich gegenüber Textfig. 33 wesentlich vergrössert hat. Es besteht aus 3 Theilen, einem unteren (lateral von dem mit *V* bezeichneten Strich), der ganz den Aufbau des gewöhnlichen Hemisphärenmarklagers zeigt, einem oberen lateralen (ventral vom verbreiterten unteren Endstück des Nucleus lenticulostriatus und von der ventralen Amygdala), der in seinen Aufbau der Capsula externa entspricht, aber auch wesentlich aus quergetroffenen Nervenfasern besteht, und einem oberen medialen etwas heller erscheinenden Feld, in dem transversale längs-

1) Lehrb. d. Gehirnkrankheiten, Kassel 1881, Bd. I, Fig. 46 ff.

getroffene Fasern vorherrschen. Der letztere grenzt unmittelbar an die Rinde, und aus ihm und dem oberen lateralen Feld entwickelt sich weiterhin die Commissura anterior.

Fig. 36 (Objecttr. XXX, Schnitt 5) stellt einen Schnitt dar, welcher dank der geneigten Schnittrichtung der Serie parietal noch die Commissura habenularis, basal bereits das Chiasma opticum trifft.

Die Commissura posterior ist seit Objecttr. XXIX, Schnitt 3 verschwunden. Ueber ihr ist bereits seit Objecttr. XXVII, Schnitt 6 das Corpus pineale und die Commissura habenularis aufgetaucht. Das Ventrikellumen unterhalb der letzteren entspricht dem Recessus pinealis von SCHWALBE. Seitlich mündet die Commissura habenularis in dem Ganglion habenularis.

Höchst interessant ist das Gebiet der Commissura media, deren erstes Auftreten auf Objecttr. XXVIII, Schnitt 4 bereits erwähnt wurde[1]). Bis Objecttr. XXX, Schnitt 3 enthält sie nur ein dichtes Gewirr feiner diffuser Querfasern. Von Objecttr. XXX, Schnitt 4 ab erscheint in ihrem ventralen Theil ein mächtiges Bündel, welches ich als Fasciculus commissurae mediae bezeichne. Es bleibt in der Medianebene bis zu den ersten Schnitten von Objecttr. XXXII sichtbar, während die Commissura media selbst erst erheblich später verschwindet. Seitlich lässt sich der Fasciculus commissurae mediae dorsal vom LUYS'schen Körper und dorsal vom Querschnitt des VICQ D'AZYR-schen Bündels (*VA*) mit voller Sicherheit bis zu dem Feld *W* verfolgen. Hier scheinen seine Fasern ventrolateralwärts abzubiegen und in die mit *w* bezeichneten Bündel (allerdings die mehr lateral gelegenen) überzugehen. Ausserordentlich schwer ist es hingegen, die Endigung dieser Fasern in umgekehrter Richtung zu verfolgen. Ich habe den Eindruck, dass sie nach der Kreuzung in der Commissura media frontalwärts in die Längsrichtung umbiegen und schliesslich zur Lamina medullaris lateralis thalami gelangen. — Die zerstreuten Commissurfasern oberhalb des Fasciculus comm. med. lassen sich lateralwärts nur auf viel kürzere Strecken verfolgen. Sie enden wohl durchweg in den medialeren Theilen des Sehhügelgraues.

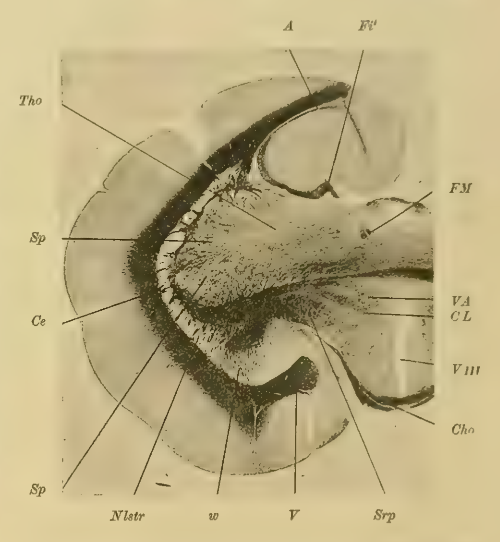


Fig. 36. Querschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus* im Bereich der Commissura habenularis und der Commissura media. Objecttr.- XXX, Schn. 5. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3,6 : 1. *A* Alveus. *Ce* Capsula externa. *Cho* Chiasma opticum (speciell GUDDEN'sche Commissur). *CL* Corpus Luysii. *Fi'* Sulcus fimbriodentatus. *FM* Fasciculus retroflexus. *Nlstr* Nucleus lenticulostriatus. *Sp* Nucleus spongioides. *Srp* Substantia reticulata pedis. *Tho* Thalamus opticus. *w*, *V* siehe Text. *VIII* dritter Ventrikel. *VA* VICQ D'AZYR'sches Bündel (siehe jedoch auch Text).

Der Querschnitt des VICQ D'AZYR'schen Bündels ist mit *VA* bezeichnet. Wie gewöhnlich, erscheinen seine Bündel hellgrau, fast gelblichgrau. Es wird durchsetzt von kurz schräggeschnittenen Bündelchen. Diese letzteren stellen den Rest der Haubenfaserung dar, welche sich in grossen Massen auf den letzten Objectträgern dorsolateralwärts gegen den Thalamus entbündelt hat. In der Gegend des auf Fig. 36 dargestellten Schnittes hat sich daher das Haubenareal schon fast ganz erschöpft. Der äusserst blasse Querschnitt der Fornixsäule liegt in der Ventrikelwand noch unterhalb des Sulcus Monroi medial von der Substantia reticulata pedis.

1) Zur Orientirung bemerke ich, dass jeder Objectträger in dieser Gegend 6 Schnitte enthält. Jeder 2. Schnitt ist aufgehoben. Schnittdicke 50 μ.

Der Luys'sche Körper liegt lateral von *CL*. Der Bezeichungsstrich ist an seine mediale Spitze gesetzt. Auf den zwischen Fig. 35 und 36 gelegenen Schnitten war der Luys'sche Körper streckenweise in ganz typischer Form ausgebildet und von einer dorsalen und ventralen Marklamelle eingeschlossen. Aus seinem zugespitzten lateralen Pol ergossen sich zahlreiche Fasern im Bogen ventrolateralwärts, um zum Theil schliesslich ganz im Sinn der Stilling'schen Beschreibung in den Tractus opticus einzubiegen. Andererseits schoben sich kleine Bündelquerschnitte von der medialen Seite in den Luys'schen Körper hinein. Der auf Fig. 36 abgebildete Schnitt zeigt den Luys'schen Körper bereits im Schwinden. Die dorsale Marklamelle, unmittelbar ventral von der seitlichen Ausstrahlung des Fasciculus commissurae mediae, ist noch ziemlich gut erhalten. Sie kann wohl mit dem Forel'schen Feld H^2 identificirt werden. Die ventrale Lamelle unmittelbar über *Srp* ist so zusammengeschrumpft, dass sie kaum noch zu erkennen ist. Dagegen haben sich die soeben erwähnten von der medialen Seite einstrahlenden Bündel etwa in der Mitte zwischen der dorsalen und der ventralen Lamelle zu einer ziemlich geschlossenen Schicht formirt, welche sich noch etwas unterhalb des Querschnittes des Vicq d'Azyr'schen Bündels medialwärts zieht.

Eine eigenartige Umgestaltung hat auch das Fussareal erfahren. Seitdem der Eintritt der Fasern des Tractus opticus sich auf die soeben erwähnten Stilling'schen Fasen beschränkt hat, ist von einer Formation im Sinne des Corpus geniculatum laterale nichts mehr zu finden. Das graue Maschenwerk, welches auf Fig. 36 das Fussareal durchzieht, ist sicher ausschliesslich als Substantia reticulata pedis (wie bei *Echidna*) aufzufassen.

Das Chiasma opticum bietet keine wesentlichen Besonderheiten gegenüber dem Chiasma opticum von *Echidna*. Die ersten unzweifelhaften Kreuzungen im Chiasmagebiet finde ich auf Objecttr. XXIX, Schnitt 5. Es handelt sich hier um zerstreute Fasern, welche theils aus den grauen Massen in der Seitenwand des 3. Ventrikels entspringen, theils sich nahe der basalen Oberfläche parallel dem Tractus opticus weit lateralwärts verfolgen lassen. Die ersteren fasse ich als Decussatio hypothalamica anterior Ganser's auf, die letzteren als Meynert'sche Commissur. Die weitere Verfolgung der Fasern dieser beiden Kreuzungen stösst auch bei *Ornithorhynchus* auf die bekannten Schwierigkeiten. Die Fasern der Decussatio hypothalamica anterior scheinen zum Theil sich dorsalwärts zu dem p. 875 erwähnten Rest der Haubenfaserung verfolgen zu lassen. Die Fasern der Meynert'schen Commissur biegen grösstentheils, wie dies schon Kölliker für andere Säuger angegeben hat, in das Fußareal, und zwar speciell in die grauen Balken des medialen Abschnittes der Substantia reticulata pedis ein. Ob sie hier enden oder auf diesem Wege zum Luys'schen Körper gelangen, habe ich nicht feststellen können. Jedenfalls ist die Meynert'sche Commissur recht stark entwickelt.

Auf Objecttr. XXX, Schnitt 3 kommt die Kreuzung der Gudden'schen Commissur (sogenannte Commissura inferior) hinzu. Die dorsale Kreuzungslage auf Fig. 36 gehört grösstentheils dieser Commissur an. Die weitere Verfolgung ihrer Fasern in lateraler Richtung ist mit den grössten Schwierigkeiten verknüpft. Sicher ist nur, dass ihre Fasern zu einem grossen Theil schichtenweise das Fussareal durchbrechen. Damit würden sie ebenfalls in die Nähe des Luys'schen Körpers gelangen.

Die Hauptmasse der Opticusfaserkreuzungen stellt sich erst auf Objecttr. XXXI und XXXII ein und hat sich erst auf Objecttr. XXXIV, Schnitt 3 völlig erschöpft. In der queren Längsleiste, die sich von Objecttr. XXXI ab auf dem Boden des Ventrikels oberhalb des Chiasma opticum erhebt, sind feine quergetroffene Fasern nachzuweisen. Ich fasse dieselben als Commissura ansata posterior auf. Nicht ganz so sicher vermochte ich die Existenz einer Commissura ansata anterior festzustellen.

Das Gebiet der Thalamuskerne zeigt die schon mehrfach hervorgehobene auffällige Breitenausdehnung. Die lateralen Theile dieses Gebiets tragen noch ganz das Gepräge des Nucleus spongioides. Medial- und

dorsalwärts wird das Thalamusgebiet zusehends faserärmer. Bestimmte Kerne abzugrenzen, ist mir nicht gelungen. Nur ein dorsolateraler Kern (zwischen der Stria terminalis und dem Bezeichnungsstrich *Tho*) ist überall gut ausgeprägt. Der grösste Theil der Vordervierhügelarmfasern zieht im Bogen ventral an diesem Kern vorbei.

Höchst merkwürdig ist das Verhalten einer der Ventrikeloberfläche etwa parallelen Bündellinie, die auf Fig. 36 ohne Schwierigkeit zu erkennen ist. Sie beginnt etwas lateral von dem MEYNERT'schen Fasciculus retroflexus (*FM*) und zieht sich leicht aufsteigend lateralwärts, um in der Nähe des Bezeichnungsstriches *Tho*, genauer gesagt, etwas dorsal von ihm, zu enden. Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass es sich um die Lamina medullaris medialis handelt. Man kann nun folgenden merkwürdigen Verlauf feststellen. Verfolgt man die Serie spinalwärts, so treten die Bündel zunächst etwas aus einander, so dass das von ihnen abgegrenzte dorsale Thalamusfeld an Umfang noch zunimmt. Dann aber schliessen sie sich medialwärts zu einem starken Bündel zusammen, welches scheidenartig das MEYNERT'sche Bündel *FM* umschliesst. Mit diesem lässt es sich dann bis in die Mamillarregion verfolgen. Das MEYNERT'sche Bündel löst sich dann aus seiner Umschlingung, und das „mediale Laminarbündel", wie ich es kurz nennen will, endet in der Region des Corpus mamillare. Verfolgt man die Serie frontalwärts, so engt sich die Bündellinie concentrisch mehr und mehr ein, bis sie schliesslich medialwärts mit der Habenula und lateralwärts mit dem Stratum zonale thalami zusammenfliesst.

Im Hemisphärenhirn sind keine wesentlichen Veränderungen eingetreten. Die Amygdala ventralis ist seit Objecttr. XXIX, Schnitt 4 verschwunden. Die Amygdala dorsalis ist auf einen schmalen Bezirk zwischen der dem Tractus opticus angelagerten temporalen Rinde und dem sich mehr und mehr medialwärts vordrängenden Nucleus lenticulostriatus beschränkt. Bemerkenswerth ist jetzt auch der Markreichthum des Rhinencephalon, also der Rinde medial von der F. rhinalis lateralis. Ein eigenartiger Bezirk liegt auch dorsal vom unteren Endstück des Nucleus lenticulostriatus, ventral von dem Feld *W* der Fig. 35. Ich will ihn mit *U* bezeichnen. Um ihn richtig zu verstehen, muss man bis auf Objecttr. XXII zurückgehen. Damals lag hier oberflächlich die Stria terminalis und darunter die Amygdala dorsalis. Lateral schloss sich dann ein kleiner grauer Bezirk an, welcher zum Nucleus spongioides gehört, von der Hauptmasse dieses Kerns aber durch die temporale Fussbahn und den unteren Sehhügelstiel abgedrängt worden war[1]). Auf Fig. 34 ist der etwa kreisrunde schwärzliche Bezirk die Amygdala ventralis, der kleine helle Bezirk zwischen dieser und dem Tractus opticus die Amygdala dorsalis. Lateral von der letzteren liegt das abgetrennte Stück des N. spongioides. Mit dem Verschwinden der Amygdala dorsalis und der Verdrängung und Verkleinerung der Amygdala ventralis nimmt das abgetrennte Stück des N. spongioides an Ausdehnung allmählich zu und wird zu dem Feld *U*. Ich will allerdings nicht ausschliessen, dass sich dabei zugleich eine histologische Differenzirung gegen die Hauptmasse des Nucleus spongioides vollzieht. Sicher ist, dass aus diesem bezw. dem Feld *U* fortgesetzt zahlreiche Fasern medialwärts zur Rinde und zur Amygdala ventralis ziehen.

Schliesslich möchte ich die Aufmerksamkeit auf den mit *Fi'* bezeichneten Punkt lenken. Der Alveus (*A*) schlägt sich in die Fimbria um. Diese bildet, wie schon erwähnt, keine vorspringende Furche. Hier zeigt sie sogar, wie übrigens auch schon auf Fig 34, eine einspringende Kerbe (*Fi'*). Die Kerbe entspricht dem Sulcus fimbriodentatus, insofern die Fascia dentata in der lateralen Lippe der Fissura hippocampi, also lateral von *Fi'* endigt. Die Fimbriafaserung aber greift über die Furche hinaus. Die Bedeutung dieses Verhaltens wird sich bei der weiteren Besprechung der Serie aufklären.

1) Streng genommen liegt überall die Capsula interna noch innerhalb des Nucleus spongioides, so dass allenthalben ein schmaler Rest des letzteren extrakapsulär liegt.

Ueber den weiteren Verlauf der Serie berichte ich ohne Abbildungen, da ich die mir zugestandene Zahl derselben ohnehin wesentlich überschritten habe und die Verhältnisse in den frontalen Abschnitten der Serie keine sehr beträchtlichen Abweichungen gegenüber *Echidna* darbieten.

Die Commissura anterior erreicht die Medianebene auf Objecttr. XXXV. Ihre frontalsten Fasern überkreuzen die Mittellinie auf dem letzten Schnitt von Objecttr. XL [1]). Sie lässt nicht so scharf wie bei *Echidna* eine hellere und eine dunklere Schicht unterscheiden. Die Entwickelung der vorderen Commissur gestaltet sich sehr einfach. Das Feld *V* [2]) (Fig. 35 und p. 874) schiebt sich immer weiter medialwärts vor. Unmittelbar, bevor dies Feld die Medianebene erreicht, kommt es zu einer bündelreichen, ziemlich ausgiebigen Mischung und Durchflechtung der beiden p. 874 unterschiedenen Abschnitte des Feldes *V*, welche sich an dem Aufbau der Commissura anterior betheiligen, also des dunkleren oberen lateralen und des helleren [3]) oberen medialen.

Unmittelbar bevor die Commissura anterior sich zur Kreuzung anschickt, also hinter ihr steigen aus dem oben (p. 877) besprochenen Bezirk *U* zwei starke, aber ziemlich lockere Faserbündel auf. Dieselben gehören also zum hinteren Ringbündel meiner ersten Monographie. Oberhalb der vorderen Commissur trennen sie sich. Das mediale und zugleich etwas dunklere legt sich der Fornixsäule lateral an, das laterale und zugleich etwas hellere behält seine laterale Lage unmittelbar oberhalb der Commissura anterior bei. Die weitere Verfolgung ergiebt, dass das mediale Bündel grösstentheils in der bekannten Weise in die Habenula übergeht. Die Habenula giebt aber ausserdem wie bei *Echidna* zahlreiche Fasern in schlingenförmigem Verlauf zur Fornixsäule ab. Auch kann man sich mit aller Bestimmtheit überzeugen, dass aus dem Feld des medialen Bündels manche Fasern auch dorsolateralwärts gegen die innere Kapsel hin aufsteigen. Mit anderen Worten: bei *Ornithorhynchus* geht die Habenula mit einem Theil ihrer Fasern schlingenförmig in den Fornix (und zwar in der Richtung auf das Corpus fornicis) und mit einem anderen Theil in ein vom Bezirk *U* hinter der vorderen Commissur aufsteigendes, also zum hinteren Ringbündel zu rechnendes Bündel über; das letztere Bündel giebt ausser den Habenularfasern auch dorsolateralwärts Fasern gegen die innere Kapsel (vielleicht auch den Luys'schen Kern) hin ab. Das laterale, aus dem Bezirk *U* aufsteigende Bündel wendet sich weiterhin dorsomedialwärts, kreuzt also die zuletzt genannten Fasern des medialen Bündels und zieht zwischen dem Querschnitt des Vicq d'Azyr'schen Bündels und dem Querschnitt der Habenula und des Fornix zum medialen Sehhügelgrau.

Es wäre natürlich nun sehr interessant, festzustellen, aus welchen basalen Theilen die beiden *u*-Bündel — so will ich das eben beschriebene mediale und laterale aus dem Bezirk *U* entspringende Bündel kurz bezeichnen — speciell entspringen. Meine Serien geben hierüber keine ganz ausreichende Auskunft. Der Bezirk *U* hat sich auf den in Betracht kommenden Objectträgern bereits stark ventralwärts ausgedehnt und bildet nun gewissermaassen des Marklager der Substantia perforata anterior. Die letztere ist seit Objecttr. XXXII ziemlich scharf gegen das schmale Rhinencephalon durch die frontalwärts sich mehr und mehr vertiefende Fissura rhinalis medialis abgegrenzt. Es ist daher nach dem Augenschein sehr wahrscheinlich, dass die beiden *u*-Bündel wenigstens zum Theil aus dem Grau der Substantia perforata anterior entspringen. Ausserdem aber taucht im lateralen Theil des Bezirks *U* auf Objecttr. XXXIII ein Kern auf, der der

---

1) Hier beherbergt jeder Objectträger bis zu 15 Schnitten.

2) Natürlich nur das obere laterale und obere mediale Feld der Beschreibung p. 874.

3) Da ceteris paribus Felder quergeschnittener Fasern bei der Weigert'schen Färbung heller erscheinen als Felder längsgeschnittener Fasern, so ist die hellere Farbe des oberen medialen Feldes, welches lange längsgetroffen erscheint, während das obere laterale Feld quergeschnitten ist, wohl sicher auf eine Verschiedenheit des Faserbaues, z. B. des absoluten oder relativen Kalibers der Markscheiden zurückzuführen.

Ventralfläche der vorderen Commissur unmittelbar anliegt und als *Na'* bezeichnet werden soll. Auf den folgenden Schnitten vergrössert sich dieser Kern rasch, und zwar vorzugsweise in medioventraler Richtung. Dabei nimmt er lang-elliptische Form an und schiebt sich medial von der Fissura rhinalis medialis in das Gebiet der Substantia perforata anterior hinein. In noch frontaleren Ebenen wird er zeitweise durch eine andere graue Masse von der Commissura anterior abgedrängt. Endlich bildet er sich auf Objecttr. XXXIX zum Nucleus accumbens um. Ich muss dahingestellt sein lassen, ob mithin schon der auf Objecttr. XXXII auftauchende Kern *Na'* als Nucleus accumbens (und dann als lateraler bezw. äusserer Abschnitt desselben) aufzufassen ist. Jedenfalls besteht insofern eine vollständige Uebereinstimmung mit dem Nucleus accumbens von *Echidna*, als der in Rede stehende Kern von *Ornithorhynchus* wie dieser sich medial von der Fissura rhinalis medialis entwickelt. Ferner betrachte ich als sicher, dass wenigstens das laterale *u*-Bündel auch Fasern aus dem distalen Theile des Nucleus accumbens aufnimmt.

Oberhalb der Commissura anterior erscheinen in Folge der soeben besprochenen Verhältnisse 4 Bündelquerschnitte, deren Lage zu einander das folgende, etwa Objecttr. XXXVI entsprechende Schema angiebt:

Das Vicq d'Azyr'sche Bündel ist mit *VA* bezeichnet. Es löst sich auf Objecttr. XXXVI in zerstreute Bündel auf, welche sich dorsolateralwärts wenden und im Sehhügelgrau der weiteren Verfolgung entziehen. Das mediale *u*-Bündel bezw. die Habenula ist mit *Ha*, der Fornix mit *Fo*, das laterale *u*-Bündel mit *ul* bezeichnet. Die Mittellinie ist durch eine gestrichelte Linie wiedergegeben.

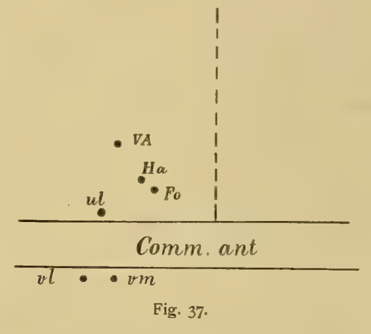


Fig. 37.

Auf der ventralen Fläche der Commissura anterior sammeln sich allmählich ebenfalls 2 Bündel an. Auf Objecttr. XXXV sind sie bereits gut ausgeprägt. Das laterale liegt dem Nucleus accumbens, sowie er zuerst auftaucht, also dem Kern *Na'* medial an, das mediale entspricht etwa dem Centrum des Gebietes der Substantia perforata anterior. Ich will sie als mediales und laterales *v*-Bündel bezeichnen, um jede irgendwie präjudicirende Bahnhypothese auszuschliessen. Auf Fig. 37 sind sie als *vm* bezw. *vl* bezeichnet. Später schiebt sich das laterale *v*-Bündel zwischen die Commissura anterior und den ventralwärts sich verschiebenden Kern *Na'*. Zugleich entbündelt sich das mediale *v*-Bündel mehr und mehr in dem zusehends halbkugelig anschwellenden Nucleus accumbens. Objecttr. XL ergiebt dann die überraschende Thatsache, dass die Fasern des lateralen *v*-Bündels sämmtlich oder fast sämmtlich medialwärts in die Commissura anterior einbiegen und in dieser die Mittellinie überkreuzen, während die Fasern des medialen *v*-Bündels sich mehr und mehr im Nucleus accumbens zerstreuen und hier ihr vorläufiges Ende zu erreichen scheinen.

Der Markstrahl des Rhinencephalon s. str., d. h. der Windung zwischen Fissura rhinalis lateralis und Fissura rhinalis medialis ist viel schmäler und auch faserärmer als bei *Echidna*. Seine Fasern gesellen sich in diesen Ebenen grösstentheils dem schmalen Hemisphärenmarklager unterhalb der Commissura anterior zu. Dass ein nennenswerther Bruchtheil direct in die Commissura anterior einbiegt, glaube ich nicht.

Ein flach ausgebreiteter Nucleus commissurae anterioris tritt nur ganz vorübergehend auf.

Die Formation des vorderen Ringbündels erfolgt in ähnlicher Weise wie bei *Echidna*, nur ist der Fornixbestandtheil des vorderen Ringbündels, wie es scheint, viel unbedeutender als bei *Echidna*. Einen absolut sicheren Nachweis für die Existenz eines solchen Bestandtheiles vermag ich überhaupt nicht zu

erbringen. Jedenfalls sammeln sich von Objecttr. XXXVIII an mehr und mehr Fasern auf der medialen Seite des Nucleus accumbens und steigen hier wie bei *Echidna* senkrecht empor. Einzelne durchsetzen die Commissura anterior, die Hauptmasse steigt in breitem Strom vor der Commissura anterior — also ganz im Sinne eines vorderen Ringbündels — an der medialen Hemisphärenwand auf.

Die laterale Wurzel des Tractus olfactorius tritt in der Fissura rhinalis medialis ein. Theils enden ihre Fasern im Rhinencephalon, theils scheinen sie sich auch in der Tiefe der Fissura rhinalis medialis der Commissura anterior anzuschliessen. Zum Tuberculum olfactorium und zum Nucleus accumbens scheinen nur sehr wenige Fasern des Tractus olfactorius lateralis zu gelangen. Da jedoch der frontalste Theil meiner Hauptserie lückenhaft ist, wage ich in dieser Beziehung kein definitives Urtheil.

Die Commissura superior wird auf Objecttr. XXXIX zuerst sichtbar. Man sieht hier oberhalb der Commissura anterior, ihrer Dorsalfläche dicht anliegend, beiderseits einen starken Bündelquerschnitt, dessen ventrale Felder sehr blass sind, während die dorsalen Felder viel dunkler sind. Es handelt sich um die Fornixsäule, die durch schlingenförmig umgebogene Habenulafasern (s. oben) verstärkt worden ist. Die ursprünglichen Fornixfasern sind blass und liegen ventral, die Habenulafasern sind dunkler und liegen dorsal. Oberhalb der Fornixsäule und noch ohne Zusammenhang mit ihr liegen bereits die Faserkreuzungen der Commissura superior. Auf Objecttr. XL verschmelzen die Fornixsäulen mit der Commissura superior. Man kann sich nun mit grosser Sicherheit überzeugen, dass die Fasern der Fornixsäule, und zwar sowohl die ursprünglichen Columnalfasern wie die hinzugekommenen Habenularfasern, grösstentheils erst noch eine kleine Strecke in longitudinaler Richtung frontalwärts verlaufen und dann ohne Kreuzung lateralwärts abbiegen und sich den Kreuzungsfasern der Commissura superior in ihrem weiteren Verlauf beigesellen. Ein anderer Theil durchsetzt die Commissur in aufsteigender Richtung und biegt dann ebenfalls in flachem Bogen ohne Kreuzung leicht lateralwärts ab. Namentlich die ursprünglichen Columnalfasern scheinen diesen Verlauf zu nehmen. Ob sie weiterhin ununterbrochen zur Ammonsformation gelangen oder in dem reichlich eingestreuten Grau der Commissura superior ein vorläufiges Ende finden, kann ich nicht entscheiden. Ob überhaupt Habenular- oder Columnalfasern über die Mittellinie kreuzen und zur gekreuzten Ammonsformation gelangen, muss ich offen lassen.

Am Ventricularrand des Alveus enden die Fasern der Commissura superior, soweit sie überhaupt eben in den Alveus gelangen, wie abgeschnitten. Die Möglichkeit, dass diese Fasern zum Theil um den vorderen Theil des Oberhorns umbiegend in das Hemisphärenmarklager gelangen und in der gewöhnlichen Palliumrinde statt in der Ammonsformation endigen, liegt sicher vor. Einen stringenten Nachweis für einen solchen Verlauf vermag ich nicht zu erbringen. Nach der gesammten Verlaufsrichtung der Fasern, mehr kann ich nicht sagen, ist es mir nicht unwahrscheinlich. Ich kann sonach ebensowenig für *Ornithorhynchus* wie für *Echidna* die sogenannte Balkenfrage definitiv lösen und fürchte, dass ohne Durchschneidungsexperimente eine Lösung überhaupt nicht zu finden sein wird.

Der Lobus olfactorius war in meinen Serien so verstümmelt, dass ich auf eine nähere Beschreibung verzichten muss.

Histologische Bemerkungen.

Um den Bau der Hirnrinde von *Ornithorhynchus* kennen zu lernen, stand neuerdings noch eine nach Nissl gefärbte Horizontalserie zur Verfügung. Bezüglich der Zellarchitektonik kann man im Allgemeinen folgende Schichten bei *Ornithorhynchus* unterscheiden:

1) eine sehr dünne Molecularschicht (Dicke ca. 50 μ),

2) eine sehr dünne Schicht dicht gedrängter, zum Theil auch transversal gestellter Zellen,

3) eine ziemlich breite, relativ zellarme Schicht,

4) eine äusserst zellreiche Schicht, welche neben kleinen und mittelgrossen Pyramidenzellen auch körnerähnliche Elemente enthält,

5) eine Schicht locker gestellter grosser Pyramidenzellen,

6) eine Schicht kleiner polygonaler Zellen,

7) eine Schicht spindelförmiger Zellen.

Dieser Typus, der nur in der Ausprägung der Schicht 4 von der Rindenarchitektonik von *Echidna* abweicht (vergl. p. 849), ist in dem Rindengebiet oberhalb der Fossa Sylvii (vergl. Fig. 24 der 1. Monographie, *FS*) bis zum Mantelrand am besten ausgeprägt. Auch in den frontalen Rindengebieten ist er noch deutlich zu erkennen. Occipitalwärts verwischt er sich hingegen allmählich. Im Frontalgebiet ändert sich der Typus nur insofern etwas, als die Schicht 2 sich noch schärfer abhebt als im Parietalgebiet. Interessant ist, dass die p. 850 bereits erwähnten Zellnester der äusseren Lippe der Fissura hippocampi wahrscheinlich als eine Fortsetzung dieser Schicht 2 aufzufassen sind. Im Occipitalgebiet fällt namentlich Folgendes auf: die Schicht 2 ist verkümmert, die Schicht 3 hebt sich nur wenig ab, die Schicht 4 ist äusserst breit und zellreich, die Schicht 5 ist so arm an grossen Pyramidenzellen, dass man geradezu — namentlich im Vergleich zu Schicht 4 — von einer zellarmen Zone sprechen kann; auch die Schicht der polygonalen und der Spindelzellen ist relativ verkümmert. In der unmittelbaren Umgebung des Occipitalpols finde ich in den tieferen Rindenschichten stellenweise auch viele eigenthümliche schmale lange Pyramidenzellen (bezw. vertical gestellte Spindelzellen). Erst im Bereich des Endstückes der Fissura rhinalis lateralis (Fig. 26 der 1. Monographie, *Frhlp*) treten ziemlich unvermittelt wieder in der 5. Schicht ziemlich zahlreiche und sogar auffällig dicht gedrängte grosse Zellen auf, die theils pyramidenförmig, theils unregelmässig polygonal sind.

Ueber die Markfaserarchitektonik kann ich nur Weniges berichten. Gegenüber *Echidna* fällt die Armuth der Rinde an Associationsfasern auf. Insbesondere ist auch die oberflächliche Schicht der Tangentialfasern sehr dürftig. Die Radiärfasern dringen sehr weit bis zur Oberfläche vor. Sichere regionäre Verschiedenheiten — abgesehen natürlich vom Rhinencephalon — vermochte ich nicht festzustellen. Ich hoffe übrigens auf alle diese histologischen Verhältnisse an anderer Stelle ausführlicher zurückzukommen.

III. Faserverlauf im Gehirn der Marsupialier, namentlich Macropus und Perameles, nebst allgemeinen vergleichend-anatomischen Erörterungen.

Da ich in meiner 2. Monographie den Faserverlauf des Gehirns eines Beutelthieres, *Pseudochirus*, bereits ausführlich besprochen habe, so sehe ich von einer systematischen Darstellung meiner Gehirnserien anderer Marsupialier ab und bespreche nur einzelne besonders interessante Bahnen, Kerne und Regionen, um damit zugleich allgemeinere vergleichend-anatomische Erörterungen, welche sich auch auf die Placentalier (namentlich Igel) und die Reptilien erstrecken, zu verbinden. Da in Folge ungünstiger äusserer Verhältnisse die Figuren meiner 2. Monographie nicht alle nach Wunsch ausgefallen sind, gebe ich jetzt nachträglich zur Ergänzung noch eine Reihe weiterer Abbildungen zur Illustration des Faserverlaufes im Marsupialiergehirn.

1. Das Rückenmark der Marsupialier.

Das Rückenmark der Marsupialier ist seit meinen kurzen Angaben in den Veröffentlichungen vom Jahre 1897, 1899 und 1902 neuerdings ausführlicher von POPPER beschrieben worden[1]). Demselben standen 3 Rückenmarke von *Phascolarctus* (spec.?) zur Verfügung. Ich selbst hatte bis jetzt nur Gelegenheit, ein vollständiges Rückenmark von *Didelphys virginiana* zu untersuchen, ausserdem aber das Halsmark von *Macropus ualabatus* und *rufus*, *Aepyprymnus rufescens*, *Pseudochirus peregrinus*, *Phascolarctus cinereus* und *Perameles obesula*. Da meine Beobachtungen im Wesentlichen mit denjenigen von POPPER übereinstimmen, kann ich mich auf wenige Bemerkungen beschränken.

Das **obere Halsmark** von *Perameles*[2]) zeigt eine ähnliche Configuration wie dasjenige von *Pseudochirus* (vergl. meine 2. Monographie, Taf. XXIII, Fig. 5) und *Phascolarctus* (POPPER, l. c. Fig. 1, p. 96). Die Hinterhörner divergiren nicht ganz so stark wie bei dem letzteren. Auffällig dick ist der Hinterhornkopf bei *Didelphys virginiana*. Der Seitenstrangswinkel springt tiefer ein; dem entsprechend springt auch die dorsolaterale Ecke des Vorderhorns stärker vor. Noch besser ist der Seitenstrangswinkel im oberen Halsmark von *Aepyprymnus* und *Macropus* ausgeprägt. Die Vorderhornzellen lassen keine bestimmte Gruppirung erkennen. Die Hinterhörner sind sehr arm an grossen Zellen. Nur bei *Didelphys virginiana* finde ich sowohl im Hals wie in dem proximalen Theil des Kopfes des Hinterhorns auffällig viele grosse Ganglienzellen. Hier kommt daher ein Bild zu Stande, wie man es z. B. bei der Maus und dem Igel findet. Den STILLING-schen Halsmarkkern finde ich bei allen von mir untersuchten Marsupialiern hier und da andeutungsweise vorhanden.

Im Hinterstrang des oberen Halsmarks ist wie bei *Pseudochirus* das Gebiet des GOLL'schen Stranges durch die dichte Zusammensetzung aus feinen Fasern ausgezeichnet. Während aber bei *Pseudochirus* dies Gebiet keilförmig gestaltet ist und ventralwärts kaum bis zur Mitte des Septum medianum posterius reicht, zieht sich dieser Bezirk bei *Perameles* in fast gleich bleibender Breite bis nahe an den Centraltheil der grauen Substanz. Allerdings bleiben die feinen Fasern im ventralen Theil des Hinterstranges nicht mehr so geschlossen, sondern breiten sich auch strassenförmig seitlich aus (jedoch immer quergeschnitten). Auch an der Peripherie breitet sich die Zone der feinen Fasern ohne ganz scharfe Grenze weiter lateralwärs aus. So kommt ein Bild zu Stande, welches mit POPPER's Fig. 2 einigermaassen übereinstimmt. Besonders interessant ist ferner das Areal, welches dem medialen Hinterhornrand unmittelbar anliegt. Hier hatte ich bei *Pseudochirus* zwischen dem Angulus externus und dem Angulus internus des Hinterhorns die Pyramidenbahn nachgewiesen[3]). Sie hob sich bei diesem Beutler durch bläulichgraue bis bläulichschwarze Farbe (WEIGERT'sche Färbung vorausgesetzt), ferner durch den Reichthum von groben Gliainseln und durch die Feinheit der Fasern sehr scharf gegen die übrige weisse Substanz ab. POPPER beschreibt wohl dasselbe Feld als „helles Feld im ventralen BURDACH-Antheil". Allerdings hat es nach seiner Abbildung eine etwas grössere Ausdehnung (über den Angulus internus hinaus) als bei *Pseudochirus*. Bei *Perameles* lässt sich ein solches Feld überhaupt nicht scharf abgrenzen. Man findet in der fraglichen Gegend allerdings auch bei *Perameles* reichlicher als im übrigen Hinterstrang grössere Gliainseln; das Kaliber der Fasern ist jedoch sehr gemischt: neben zahlreichen feinen Fasern findet man auch einzelne auffällig grobe. Die Tinction zeigt von derjenigen des übrigen Hinterstrangsgebietes keine deutliche Abweichung. Wenn auch für das letztere

---

1) Ein Marsupialier-Rückenmark. OBERSTEINER'sche Arbeiten, Bd. XI, 1904, p. 94.

2) Eine Abzählung des Segmentes war leider in keinem Fall möglich.

3) Die Herkunft von Pyramidenbahnfasern aus dem Hinterstrangsgebiet bei *Phascolarctus* hat KÖLLIKER zuerst beschrieben und später auch bei *Phalangista* nachgewiesen (Cinquantenaire de la Soc. de Biologie).

Verhalten Zufälligkeiten der Tinction verantwortlich gemacht werden können, so bleibt so viel jedenfalls sicher, dass ein so scharf und eindeutig charakterisirtes Gebiet wie bei *Pseudochirus* bei *Perameles* nicht vorliegt. Bei *Aepyprymnus rufescens* ist hingegen das Areal sehr gut abgegrenzt. Auch auf Urankarminschnitten fällt es durch seine dunklere Farbe sofort auf. Ventralwärts reicht es etwas über den Angulus internus hinaus. Neben sehr vielen feinen Fasern enthält es auch einige von sehr starkem Kaliber. Dasselbe gilt von *Macropus rufus*. Hier erstreckt es sich, zungenförmig sich verschmälernd, auch dorsalwärts noch über den Angulus externus hinaus. *Didelphys* verhält sich fast genau so wie *Pseudochirus*. Dem gegenüber ist es nun natürlich sehr interessant, dass bei *Ornithorhynchus* und *Echidna* (vergl. p. 795 und 852) ein analoges Areal nicht sicher abzugrenzen ist. In dieser Beziehung steht also unter den von mir untersuchten Beutlern *Perameles* den beiden Monotremen am nächsten.

Im Seitenstrang des oberen Halsmarks ist die Vertheilung der Fasern bei allen mir bekannten Marsupialiern dieselbe. In den centralen Theilen findet man gemischt grobe und feine Fasern, in den peripherischen Theilen überwiegen die groben Fasern. Meine früheren Angaben [1]) über das Fehlen einer „fast ausschliesslich aus sehr starken Fasern bestehenden“ peripheren Zone im Seitenstrang kann ich insofern aufrecht erhalten, als auch in der Peripherie den groben Fasern noch immer feine in erklecklicher Anzahl beigemengt sind und auch die groben Fasern nicht wohl als „sehr stark“ zu bezeichnen sind. Immerhin finden sich z. B. bei *Aepyprymnus* im peripherischen Seitenstranggebiet Sonnenbildchen von 11 μ und mehr im Durchmesser nicht selten. Der Durchmesser des Axencylinders steigt bis über 7 μ. Da ausserdem die Glia in diesem Gebiet relativ spärlich ist, so sind doch genügende Kriterien gegeben, um auch bei den Marsupialiern hier eine Kleinhirnseitenstrangbahn zu vermuthen. Auch insofern besteht eine Analogie mit den Verhältnissen der höheren Säuger, als die bezeichnete Zone im dorsalen Theil der Seitenstrangsperipherie viel schärfer ausgeprägt ist als im ventralen.

Auch im Vorderstrang des oberen Halsmarks ist bei den Marsupialiern die Beimengung feiner Fasern in den centralen Theilen erheblicher als in den peripherischen. Der von mir für *Pseudochirus* beschriebene schmale Saum feiner Fasern an der medialen Peripherie (also in der Fissura mediana ventralis) ist bei anderen Marsupialiern nicht so deutlich ausgebildet.

Die Halsanschwellung von *Didelphys* entspricht im Wesentlichen der Beschreibung, welche Popper (l. c. p. 106) von der Halsanschwellung von *Phascolarctus* gegeben hat. Das Vorderhorn ist lateralwärts so weit vorgebaucht, dass es noch etwas weiter lateral reicht als die Spitze des Hinterhorns. Ein gliöser Apex ist nur angedeutet. Das Septum medianum posterius ist auf vielen Schnitten sehr gut ausgeprägt. Der Goll'sche Strang bildet einen sehr schmalen und kurzen Keil, der von der Peripherie des Hinterstranges nur etwa $^1/_8$ einnimmt und längs des Septum medianum posterius knapp bis zu dessen Mitte sich erstreckt.

Das Brustmark von *Didelphys* stimmt ebenfalls mit der Popper'schen Abbildung für *Phascolarctus* gut überein. Die Hinterhörner sind relativ kurz und erscheinen, da sich das Vorderhorn mit seiner dorsolateralen Ecke sehr weit dorsalwärts erstreckt und daher lateral neben den Hinterhornhals zu liegen kommt, gewissermaassen „eingestaucht“. Der Centraltheil der grauen Substanz zeigt eine auffällige starke Entwickelung im sagittalen Durchmesser. Ein Seitenhorn ist hier und da andeutungsweise vorhanden; nach Popper fehlt es bei *Phascolarctus*. Das Ueberwiegen der weissen Substanz über die graue ist bei *Didelphys* nicht so erheblich wie bei *Phascolarctus*. Im Basaltheil des Hinterhorns finde ich auch hier einige ungewöhnlich grosse Ganglienzellen (z. B. von 28 μ Durchmesser, gemessen an der Entfernung zweier Ein-

1) Anatomie des Centralnervensystems (im Bardeleben'schen Handbuch), 1899, p. 108, und 2. Monographie, p. 682.

buchtungen). Auch im Spitzentheil des Hinterhorns findet man relativ viel mittelgrosse Ganglienzellen. Der GOLL'sche Strang ist weniger scharf abgegrenzt. Noch auffälliger als im Halsmark ist die grosse Zahl grober Fasern im Vorderstrang und im vorderen Seitenstranggebiet.

Die Lendenanschwellung von *Didelphys* ist sehr mächtig entwickelt. Der dorsolaterale Durchmesser beträgt 3, der frontale fast 4 mm, während im Brustmark beide Durchmesser bis auf 2 mm heruntergehen. Die Beschreibung von POPPER trifft auch auf *Didelphys* zu. Der Angulus externus des Hinterhorns ist äusserst scharf ausgeprägt. Die „Einstauchung" des Hinterhorns ist nicht so auffällig wie im Brustmark. Die Spitze des Hinterhorns ist ganz lateralwärts gerichtet. Ein Apex ist nur eben angedeutet. Im Vorderhorn finde ich ausser einer mächtigen ventrolateralen Zellgruppe auf vielen Schnitten auch eine sehr scharf abgegrenzte kleinere ventromediale Zellgruppe. In den übrigen Theilen des Vorderhorns, im Zwischentheil und im Basaltheil des Hinterhorns herrschen mittelgrosse Zellen vor.

2. Die Pyramidenkreuzung.

Ueber die Pyramidenkreuzung der Beutelthiere habe ich bereits in früheren Arbeiten[1]) Mittheilungen veröffentlicht. Ich füge heute Folgendes hinzu.

Bei ***Perameles*** (vergl. beistehende **Fig. 38**), von dem mir ausser vielen Einzelschnitten eine weitere leidlich vollständige Serie zur Verfügung steht, habe ich mich jetzt mit Bestimmtheit überzeugt, dass die Kreuzungsbündel der Pyramidenbahn zu einem grossen Theil wie bei *Pseudochirus* aus dem Hinterstrang, und zwar aus dem Feld am medialen Rand des Hinterhorns zwischen seinem Angulus internus und seinem Angulus externus stammen. Der Processus reticularis wird dabei von den Fasern durchsetzt. Ob auch einige Fasern aus dem Seitenstrang (speciell aus dem Gebiet des Processus reticularis) stammen, wie es mir früher schien, lasse ich dahingestellt. Die Kreuzungsbündel sind, wie ich schon früher hervorhob, grösstentheils feiner und zerstreuter. Auch sind sie von auffällig starken Gliamassen begleitet. Eine Verwechslung mit der Schleifenkreuzung ist ganz ausgeschlossen, da diese erst in viel höheren Ebenen erfolgt. Auch das Pyramidenfeld der Oblongata oberhalb der Kreuzung ist durch grossen Gliareichthum ausgezeichnet.

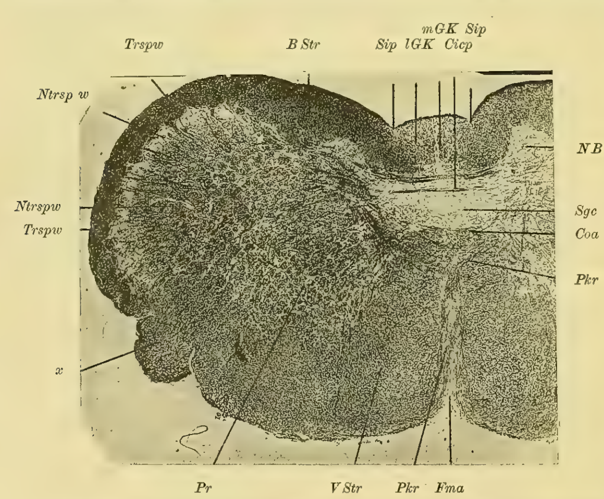


Fig. 38. Querschnitt durch das verlängerte Mark von *Perameles obesula*. PAL'sche Färbung. Objecttr. I, Schn. 35. Vergr. ca. 18:1. *BStr* BURDACH-scher Strang. *Cicp* Commissura intracentralis posterior. *Coa* spärliche Fasern der Commissura anterior alba, darüber Commissura intracentralis anterior. *Fma* Fissura mediana anterior. *lGK, mGK* lateraler, bezw. medianer GOLL-scher Kern. *NB* BURDACH'scher Kern. *Ntrspw* Kern der spinalen Trigeminuswurzel. *Pkr* Pyramidenkreuzung. *Pr* Processus reticularis. *Sgc* Substantia gelatinosa centralis. *Sip* Sulcus intermedius posterior. *Trspw* spinale Trigeminuswurzel. *VStr* Vorderstrang. *x* Läsion des Schnittes (Kunstproduct).

1) Anat. Anz., 1897, p. 171 ff.; Anat. Anz., 1899, p. 446 ff.; Anat. Anz., 1900, p. 241, und 2. Monographie in diesem Sammelwerk, p. 685.

Bei ***Macropus***, für den mir jetzt 2 Serien zur Verfügung stehen[1]), überwiegt jedenfalls auch der Hinterstrangsantheil der Pyramidenbahnkreuzung in noch viel höherem Maasse, als ich früher annahm. Da nun auch bei *Phascolarctus cinereus* von KÖLLIKER und mir und bei *Phalangista vulpina* von KÖLLIKER ein Hinterstrangsursprung der Pyramidenkreuzung nachgewiesen worden ist, so scheint es nicht ausgeschlosen, dass bei allen Marsupialiern die Pyramidenbahn ganz oder wenigstens zu einem grossen Theil im Hinterstrang verläuft. Dass einzelne Fasern in den gleichseitigen Vorder- oder Seiten- oder Hinterstrang gelangen, ist mir nach den mir jetzt vorliegenden Serien mehr als zweifelhaft.

Vergleicht man hiermit das Verhalten der Monotremen (diese Monographie p. 796 und p. 853), so ist vor allem die dürftige Entwickelung der Pyramidenbahn bei den letzteren bemerkenswerth. Es liegt ferner auch die Vermuthung sehr nahe, dass die dürftigen Kreuzungsbündel der Monotremen ebenfalls ganz oder theilweise aus dem Hinterstrang stammen. Wie jedoch eben erwähnt, ist mir ein solcher Nachweis bis jetzt nicht gelungen.

Den Reptilien fehlt bekanntlich die Pyramidenbahn vollständig. Für die placentalen Säuger ergiebt sich folgender Verlauf:

1) Insectivoren[2]). Igel: Vorderstrang? Hinterstrang?; Maulwurf: Vorderstrang.

2) Chiropteren. *Pteropus*, *Vesperugo*[3]): Hinterstrang und wohl auch Seitenstrang; *Vespertilio*[4]): Seitenstrang und vielleicht auch Hinterstrang.

3) Edentata. *Dasypus villosus*[5]): Seiten- und Hinterstrang.

4) Rodentia. Ratte, Maus, Eichhorn, Meerschweinchen, Murmelthier[6]): ventrales Hinterstrangsfeld medial vom Angulus internus des Hinterhorns; Kaninchen[7]), Hase: vorzugsweise oder ausschliesslich Seitenstrang.

5) Ungulaten. Schaf[8]): lateralster Theil des BURDACH'schen Stranges, nach DEXLER und MARGULIES[9]) Vorderstrang, Gebiet des Processus reticularis und hintere graue Commissur; Ziege: nach KÖLLIKER[10]) Seitenstrang und BURDACH'scher Strang, nach DEXLER und MARGULIES[11]) wie bei dem

---

1) Die eine ist allerdings in den untersten Theilen der Oblongata defect.

2) Literatur siehe S. 886.

3) DRAESEKE, Anat. Anz., Bd. XXIII, p. 449; HATSCHEK, Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., Heft 10, p. 48.

4) V. D. VLOET, Anat. Anz., Bd. XXIX, p. 127; MERZBACHER u. SPIELMEYER, Neurol. Centralbl., 1903, No. 22 vermochten im Rückenmark von *Vesperugo noctula* überhaupt keine geschlossene Pyramidenbahn zu finden.

5) LUBOSCH, Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LIV, p. 549. KÖLLIKER (Cinquent. de la Soc. de Biol., Sep.-Abdr. p. 13) hat bei *Dasypus setosus* einen Hinterstrangsursprung nicht gefunden.

6) STIEDA, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, p. 68; Bd. XX, p. 119; Bd. XXIX, p. 869; SPITZKA, Journ. of compar. Med. and Surg., 1886, Vol. VII, No. 1, p. 1; BECHTEREW, Neurol. Centralbl., 1891, p. 107; LENHOSSÉK, Anat. Anz., 1889, p. 207, u. Arch. f. mikrosk. Anat., 1889, Bd. XXXIII, p. 120 ff.; PONTIER et GÉRARD, Bibliogr. anat., 1900, p. 186; GOLDSTEIN, Anat. Anz., Bd. XXIV, p. 451; V. D. VLOET, Anat. Anz., Bd. XXIX, p. 121; ZACHARSCHEWSKY, Trav. Sect. méd. Soc. sc. expér. Charkow, 1891 (nur im Referat zugänglich). Die älteren Angaben ROSSOLYMO's (Dissert. Moskau 1887) über einen Verlauf der Pyramidenbahn des Meerschweinchens im Seitenstrang sind wohl sicher unrichtig.

7) STIEDA (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XX, p. 63) behauptete auch für das Kaninchen Hinterstrangsverlauf. Dem gegenüber nahm LENHOSSÉK ausschliesslich Seitenstrangsursprung an (Der feinere Bau des Nervensystems etc., Berlin, 2. Aufl. 1895, p. 388, u. Anat. Anz., 1889, p. 207 ff.). Ich selbst glaubte auch einzelne Fasern in den Vorder- und Hinterstrang (beiderseits) verfolgt zu haben. V. D. VLOET hat neuerdings wieder den ausschliesslichen Seitenstrangsverlauf behauptet (Anat. Anz., Bd. XXIX, p. 125).

8) ZIEHEN, Anat. Anz., 1900, Bd. XVII, p. 237.

9) Morphol. Jahrb., Bd. XXXV, p. 413. Ich halte die Beobachtungen der Verff. nicht für einwandfrei. Ich fürchte, dass ihnen die Hinterstrangsdegeneration entgangen ist, weil die dünnen Myelinscheiden der Pyramidenbahn bei der von ihnen angewandten MARCHI'schen Methode keine deutliche Degenerationsreaction geben. Diese Methode, die andererseits bekanntlich oft „zu fein" ist, ist bei tiefer stehenden Säugern umgekehrt oft nicht fein genug, weil bei diesen manche Bahnen während ihres spinalen Verlaufes sehr myelinarm sind. So erklären sich auch manche andere Angaben über Fehlen der Pyramidenbahn bei niederen Säugern in der neueren Literatur. — Es ist übrigens nicht richtig, wenn die Verff. es so darstellen, als hätte ich mich bei meinen Angaben nur auf Urankarminpräparate gestützt. In meiner Arbeit steht das Gegentheil.

10) Cinquant. Soc. de Biol., Sep.-Abdr. p. 13.

11) L. c. Auch hier scheint mir die Analyse der Befunde der Verff. durchaus nicht einwandfrei.

Schaf; Pferd[1]): Seitenstrang und Vorderstrang; Elephant[2]): Vorderstrang (sogenanntes intracommissurales Bündel).

6) Cetaceen. Sichere Befunde stehen noch aus.

7) Carnivoren[3]). Hund, Katze: Seitenstrang.

8) Lemuriden[4]): Seitenstrang.

9) Primaten[5]): gekreuzter und gleichseitiger Seitenstrang, bei den Anthropoiden und dem Menschen auch gleichseitiger Vorderstrang.

Für den Vergleich mit den Aplacentaliern kommt namentlich das **Insectivoren**-Gehirn in Betracht. Kotzenberg[6]) vermisste bei dem Igel eine eigentliche Pyramidenkreuzung vollständig. Da er jedoch meine Beschreibung der Pyramidenkreuzung der Monotremen ausdrücklich auch für den Igel als zutreffend bezeichnet, so will er wohl nur die Existenz einer Pyramidenkreuzung „en masse" bestreiten, nicht die Kreuzung von Pyramidenbahnfasern überhaupt. Zu einem ähnlichen Ergebniss gelangte auch Bischoff[7]). Während aber Kotzenberg für manche Kreuzungsfasern den Anschein eines Uebergangs in den Seitenstrang angiebt, denkt Bischoff daran, dass eine unbedeutende Zahl von Pyramidenfasern in den Vorderstrang eintritt. Edinger[8]) spricht von einem Hinterstrangursprung. van d. Vloet[8]) giebt an, dass höchstens spärliche Pyramidenfasern in den Vorderstrang gelangen. Ich selbst habe mich immer wieder mit der Frage des Pyramidenbahnverlaufes des Igels beschäftigt und bin doch nicht zu ganz sicheren Ergebnissen gelangt. Ich möchte nach meinen Präparaten es noch immer für möglich halten, dass die zweifellos vorhandenen, wenn auch spärlichen Pyramidenfasern wenigstens zum Theil auch in den Hinterstrang gelangen. Auf einzelne Exstirpationsversuche möchte ich bei der Entscheidung dieser Frage kein zu grosses Gewicht legen. Vor allem ist bei niederen Säugern die Marchi'sche Methode nicht ohne weiteres zu verwerthen, da die Markscheiden der Pyramidenbahnfasern gegen das Rückenmark hin anscheinend sehr dünn werden und deshalb nur sehr spärliche und kleine Degenerationsschollen liefern. Die Spitzmaus ist leider mit Bezug auf die Pyramidenkreuzung noch nicht untersucht worden. Für den Maulwurf hat Draeseke[10]) den Vorderstrangsverlauf der Pyramidenbahn nachgewiesen. Eine Kreuzung von Pyramidenfasern beobachtete er überhaupt nicht. Er glaubt ausserdem, dass sie während ihres spinalen Verlaufs ihre Markscheiden verlieren. Für weitere Untersuchungen liegt hier jedenfalls ein sehr dankbares Feld vor. Bemerkenswerth ist jedenfalls schon jetzt die weitgehende, schon von Draeseke hervorgehobene Uebereinstimmung des Pyramidenbahnverlaufs bei den Marsupialiern und bei manchen Chiropteren (*Pteropus*, *Vesperugo*). Diese Uebereinstimmung ist auch insofern interessant, als speciell *Pteropus* auch in anderen Beziehungen den

1) Hardesty, Journ. of comp. Neurol., 1902, Vol. XII, p. 149. Nach Spitzka (l. c. p. 16) fehlen dem Elephant Pyramiden.

2) Hardesty, l. c. p. 125.

3) Die Literatur ist in meiner Hirnanatomie (p. 258) zusammengestellt. Stieda (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XX, p. 92) gab für den Hund Hinterstrangsursprung, für die Katze (ibid. p. 100) gemischten Seiten- und Hinterstrangsursprung an. Ich möchte übrigens nochmals daran erinnern, dass auch Marchi und Algeri sowie Muratoff nach Rindenexstirpationen bei dem Hund auch eine leichte Hinterstrangsdegeneration beobachtet haben.

4) v. Londen, Monatsschr. f. Psych. u. Neurol., 1903, Bd. XIV, p. 353.

5) Die ältere Literatur findet man in meiner Hirnanatomie zusammengestellt. Von neueren Arbeiten führe ich nur an: Marie et Guillain, Sem. médicale, 1903, p. 17, u. Rev. neurol., 1904, p. 697; Dejerine, Rev. neurol., 1904, p. 253; Ugolotti, Riv. sper. di Fren., 1906, Bd. XXXII, p. 776.

6) Untersuchungen über das Rückenmark des Igels, Wiesbaden 1899, p. 16.

7) Anat. Anz., 1900, Bd. XVIII, p. 348.

8) Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 1904.

9) Anat. Anz., 1906, Bd. XXIX, p. 114. Vergl. auch die Kritik Haller's, Anat. Anz., Bd. XXIX, p. 271 u. 686, und die Gegenkritik Jacobsohn's, Bd. XXIX, p. 492.

10) Monatsschr. f. Psych. u. Neurol., Bd. XV, 1904, p. 401.

Aplacentaliern nahe steht. Die von DRAESEKE bei Chiropteren nachgewiesene proximale Pyramidenkreuzung[1]) vermochte ich bei Aplacentaliern nicht aufzufinden.

3. Die Hinterstrangskerne.

Die Hinterstrangskerne der Marsupialier zeigen im Allgemeinen ganz das Verhalten, wie ich es bereits für *Pseudochirus* in meiner zweiten Monographie beschrieben habe. Fig. 38 (s. o.) giebt die Verhältnisse bei ***Perameles*** wieder. Der GOLL'sche Strang ist in distalen Ebenen unpaarig angelegt und liegt ziemlich tief unterhalb des Niveaus der BURDACH'schen Stränge. Der Sulcus medianus posterior fehlt hier, d. h. in den distalen Ebenen vollständig. Der Sulcus intermedius posterior ist scharf ausgeprägt. Der mediane GOLL'sche Kern ist gut entwickelt. Er tritt in distaleren Ebenen auf als der laterale GOLL'sche Kern und stellt sich zunächst nur als ein medianer Ausläufer der centralen grauen Substanz dar, der sich nach beiden Seiten etwas verästelt. Diese seitlichen Verästelungen nehmen cerebralwärts an Ausdehnung zu und bilden jederseits den lateralen GOLL'schen Kern. Dabei lösen sie sich von dem medianen GOLL'schen Kern mehr und mehr ab, bleiben aber mit der centralen grauen Substanz in Zusammenhang. Der mediane GOLL'sche Kern nimmt umgekehrt etwas ab, und Hand in Hand damit prägt sich cerebralwärts ein Sulcus medianus posterior aus. Schon kurz vor der Oeffnung des Centralcanals verschwindet der mediane GOLL'sche Kern ganz. Die lateralen Kerne lassen sich noch länger verfolgen. Sie verlieren sich schliesslich an der medialen Seite des MONAKOW'schen Kerns. Der BURDACH'sche Kern stellt, wie ich dies schon vor Jahren betont habe, nichts anderes dar als eine mächtige Weiterentwickelung des Processus cuneatus des oberen Cervicalmarks bezw. des Angulus internus des Hinterhorns. Auf Fig. 38 ist er mit *NB* bezeichnet. Im weiteren Verlauf der Serie scheint er nur einen Fortsatz des sehr mächtigen Endkerns der spinalen Trigeminuswurzel zu bilden. Dann tritt im lateralen Gebiet des BURDACH'schen Kerns eine zweite graue Masse auf, der laterale BURDACH'sche Kern. Er ist anfangs fast halbmondförmig, breitet sich dann aber immer mehr aus und verschmilzt schliesslich mit dem medialen BURDACH'schen Kern in der bekannten Weise zu dem MONAKOW'schen Kern, welcher der spinalen Trigeminuswurzel kappenartig aufsitzt. Die Formatio fasciculata der spinalen Acusticuswurzel tritt schliesslich medial von dem Rest des MONAKOW'schen Kerns auf.

Bei ***Macropus*** finden sich ganz analoge Verhältnisse. **Fig. 39** stellt einen Schnitt des verlängerten Werks von *Macropus rufus* dar, welcher — wenigstens im dorsalen Abschnitt — nur wenig höher liegt als der auf Fig. 38 abgebildete Schnitt des *Perameles*-Gehirns. Bemerkenswerth ist namentlich die viel stärkere Entwickelung des lateralen GOLL'schen[2]) Kerns. Der mediale BURDACH'sche Kern ist etwa ebenso stark entwickelt wie bei *Perameles*. Der laterale BURDACH'sche bezw. MONAKOW'sche Kern zeigt dasselbe Verhalten wie bei *Perameles*. Auf **Fig. 40** ist der GOLL'sche Kern noch eben zu erkennen, der Rest des medialen und der laterale BURDACH'sche Kern (MONAKOW'sche Kern) sind bereits verschmolzen.

Ueber die Verhältnisse bei ***Phascolarctus*** habe ich schon in meiner früheren Monographie kurz berichtet (2. Monographie, p. 684). Ich füge noch hinzu, dass der laterale GOLL'sche Kern bei diesem Beutelhier sehr stark entwickelt ist. Auf manchen Schnitten ist er mächtiger als der mediale BURDACH'sche Kern. Er hängt übrigens mit letzterem auf eine grössere Strecke zusammen. Der mediane GOLL'sche Kern ist

---

1) Ich möchte bezüglich dieser Kreuzung übrigens an den analogen Befund SPITZKA's bei der Katze und bei Fledermäusen erinnern (Journ. of nerv. and ment. diseases, 1886, No. 12, u. Journ. of compar. med. and surg., 1886, No. 1).

2) Der von BISCHOFF (Jahrb. für Psych. u. Neurol., 1899, p. 371, Fig. 2) abgebildete Schnitt stammt offenbar aus distaleren Ebenen.

nur durch einen wenig weit vorspringenden Zipfel der centralen grauen Substanz und ein sehr loses Maschenwerk vertreten. Der MONAKOW'sche Kern bietet keine Besonderheiten.

Vergleicht man die Verhältnisse bei ***Echidna*** (p. 797) und ***Ornithorhynchus*** mit diesen Befunden, so springt die Uebereinstimmung in die Augen. Auch bei den Insectivoren finde ich ganz analoge Lagerungsverhältnisse. Bei der Spitzmaus fehlt der mediane GOLL'sche Kern nicht[1]). Bei dem Igel[2]) ist der mediane GOLL'sche Kern zu einem kleinen stumpfen Fortsatz der centralen grauen Substanz verkümmert, und dementsprechend tritt schon in caudaleren Ebenen ein tiefer Sulcus medianus posterior auf. Der laterale GOLL'sche Kern des Igels ist ziemlich gut entwickelt, bildet aber keine compacte Masse, sondern ein Netzwerk. Der mediale BURDACH'sche Kern ist in auffallender Weise verkümmert. Der laterale BURDACH'sche Kern ist relativ gut entwickelt und verhält sich fast genau so wie bei *Perameles*. Bei dem Maulwurf ist der mediale BURDACH'sche Kern (Processus cuneatus) sehr gut entwickelt. Auf das Fehlen der Clava hat schon GANSER aufmerksam gemacht[3]). Die Verhältnisse bei

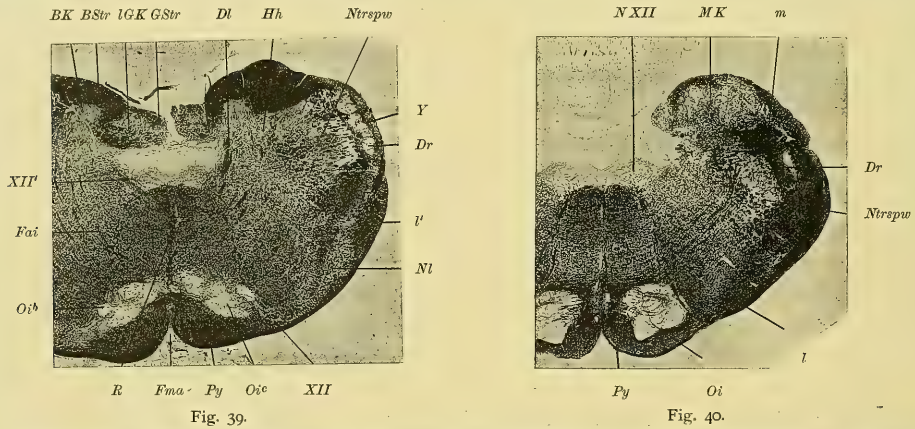


Fig. 39. Fig. 40.

Fig. 39. Schnitt durch die Oblongata von *Macropus rufus* (Objecttr. I, Schn. 6). PAL'sche Färbung. Vergrösserung knapp 6:1. *BK* BURDACH'scher Kern. *BStr* BURDACH'scher Strang. *Dl* absteigende Fasern der Schleifenkreuzung. *Dr* DRAESEKE's Randkern der Trigeminuswurzel. *Fai* Fibrae arcuatae internae. *Fma* Fissura mediana anterior. *GStr* GOLL'scher Strang. *Hh* Hinterhorn. *lGK* lateraler GOLL'scher Kern. *l'* Faserung aus dem Nucleus lateralis zum Feld *X* (siehe Text p. 890 u. 894) bezw. zum Corpus restiforme. *Nl* Nucleus lateralis. *Ntrspw* Kern der spinalen Trigeminuswurzel. *Oi^b*, *Oi^c* Theilkerne der Oliva inferior. *Py* Pyramide. *R* Raphe. *XII* austretende Hypoglossuswurzel, *XII'* Hypoglossuskern. *Y* Schicht *Y*, vergl. Text p. 890.

Fig. 40. Schnitt durch die Oblongata von *Macropus rufus* (Objecttr. IV, Schn. 4). PAL'sche Färbung. Vergrösserung knapp 5:1. *Dr* Marginalkern der Trigeminuswurzel von DRAESEKE. *MK* MONAKOW'scher Kern. *Ntrspw* Endkern der spinalen Trigeminuswurzel. *NXII* Hypoglossuskern. *Oi* Oliva inferior. *Py* Pyramide. *m*, *l* siehe Text.

den Nagern hat BISCHOFF schon geschildert. Unter den Chiropteren habe ich *Vespertilio serotinus* genauer untersucht. Der mediane und der laterale GOLL'sche Kern sind schwach entwickelt, während der mediale BURDACH'sche Kern relativ ausserordentlich mächtig ist. Ich verweise auch auf die Abbildungen von DRAESEKE[4]) (*Pteropus* und *Vesperugo*).

Bei den Reptilien finde ich zum Theil Verhältnisse, die mit denjenigen der Aplacentalier durchaus übereinstimmen. So zeigt unter den **Lacertiliern** *Lacerta* ganz analoge Hinterstrangskerne. Der mediale

1) Mit Bezug auf die in der 2. Monographie besprochene BISCHOFF'sche Hypothese erinnere ich daran, dass die Spitzmäuse lange Schwänze haben.

2) Schwanzlänge nur 2—3 cm. Mir standen 2 Serien zur Verfügung.

3) Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 614.

4) Anat. Anz., Bd. XXIII, p. 451, Fig. 1 u. 2. Auf Fig. 1 (*Vesperugo*) ist der mediale BURDACH'sche Kern nur eben angedeutet; es erklärt sich dies daraus, dass der Schnitt sehr weit kaudal geführt ist.

BURDACH'sche Kern entwickelt sich ebenfalls aus dem Proc. cuneatus des Hinterhorns. Der mediane GOLL'sche Kern ist sehr gut ausgeprägt, der laterale nur schwach entwickelt. Dasselbe finde ich auf einer Serie von *Scleroporus spinatus*. Man muss in Betracht ziehen, dass bei den Reptilien die Hinterhörner und Hinterstränge gegenüber den Vorderhörnern und Vordersträngen im Oblongatagebiet überhaupt relativ dürftig entwickelt sind. Bei den mir bekannten Ophidiern bildet der Hinterstrang nur einen sehr schmalen Kamm. Die beiden Kerne der spinalen Trigeminuswurzel stossen in der Mittellinie fast an einander. Der mediane GOLL'sche Kern ist streckenweise gut ausgeprägt, der laterale GOLL'sche Kern und die beiden BURDACH'schen Kerne scheinen ganz verkümmert zu sein. Im Uebrigen liegen bei den Ophidiern so weit abweichende und complicirte Verhältnisse vor, dass eine Vergleichung vorläufig ausgeschlossen ist. Bei den Cheloniern finden sich hingegen weder Configurationen, welche ohne weiteres an die Aplacentalier erinnern. Dasselbe gilt wohl auch von den Crocodiliern, für welche mir allerdings eigene Untersuchungen nicht zur Verfügung stehen [1]).

4. Die spinale Trigeminuswurzel und ihr Endkern.

Bei den Marsupialiern ist die spinale Trigeminuswurzel und ihr Endkern sehr mächtig entwickelt, namentlich bei *Perameles*, jedoch unvergleichlich weniger mächtig als bei *Ornithorhynchus*, der in dieser Beziehung ganz einzig dasteht. Der für *Echidna* (p. 799) beschriebene scheinbare Zerfall des Areals der spinalen Trigeminuswurzel in zwei Zonen, eine äussere dunklere, die KÖLLIKER'schen Zonalbündel, und eine innere hellere, fehlt auch bei den Marsupialiern nicht. Speciell sind bei ***Perameles*** die Zonalbündel sehr stark entwickelt und leicht abzugrenzen. Auf dem in Fig. 38 abgebildeten Schnitt (Objecttr. I, Schnitt 35) sind sie noch nicht zu erkennen. Auf proximalen Schnitten tritt zunächst am äusseren Rand der halbmondförmigen spinalen Trigeminuswurzel in ungewöhnlicher Mächtigkeit der von DRAESEKE [2]) beschriebene Randkern der Trigeminuswurzel auf. Aussen lagern sich um diesen in allmählich zunehmender Schicht die Zonalbündel in Gestalt eines zweiten Halbmondes an. Herkunft und Endverlauf sind ebenso schwer zu ermitteln wie bei *Echidna*. Jedenfalls treten bei *Perameles* zahlreiche Fibrae arcuatae externae von der medialen Seite in den „Zonalbogen" ein. Auch hat man den Eindruck, dass der Seitenstrang, der bei *Perameles* stark ventralwärts verschoben ist, ebenfalls Fasern beisteuert. Andererseits finden vom dorsalen Pol aus zweifellos Entbündelungen gegen die Hinterstrangskerne hin statt. Cerebralwärts habe ich den Verlauf nicht sicher verfolgen können. Jedenfalls spalten sich die Zonalbündel bei *Perameles* in zwei Massen. Die eine Masse wendet sich dorsalwärts und endet theils in der Formatio fasciculata, theils im Corpus restiforme. Die andere Masse, welche wohl als Zonalbogen s. str. aufzufassen ist, verhält sich ähnlich wie die Zonalbündel von *Echidna* (vergl. p. 803 u. 807), d. h. die Fasern drängen sich mehr und mehr medialwärts zusammen und gelangen so schliesslich, immer durch ihre dunkelschwarze Farbe ausgezeichnet, an den ventromedialen Pol des Kerns der sensiblen Trigeminuswurzel. Sie werden hier — medial von den medialsten Bündeln der austretenden Quintuswurzel und lateral von dem halbmondförmig die obere Olive umgebenden Feld der lateralen Schleife — in graue Substanz eingebettet, welche vielleicht dem Nucleus laciniatus von *Echidna* zu vergleichen ist. Dabei nehmen sie an Zahl ab und verlieren ihre dunkelschwarze Farbe. Ihr weiterer Verbleib ist fraglich. Zum Theil scheinen sie sich der lateralen Schleife zuzugesellen, zum Theil in den Brückenarm abzubiegen (anscheinend jedoch in lateraler, also cerebellipetaler Richtung, nicht medialwärts, wie KÖLLIKER für *Echidna* behauptet). Ein ansehnlicher Theil gelangt aber wahrscheinlich in die FOREL'sche oder in die HATSCHEK'sche Hauben-

1) Vergl. z. B. EDINGER, Vorl. über den Bau der nerv. Centralorgane, 6. Aufl., 1900, Fig. 49 (*Alligator lucius*).
2) Monatsschr. für Psych. u. Neurol., 1900, Bd. VII, p. 124.

kreuzung (s. unten No. 16 Haubenkreuzungen). Bemerkenswerth ist noch, dass aus dem Endkern der spinalen Trigeminuswurzel in den distaleren Ebenen zahlreiche Radiärbündel austreten, welche bis zum Draeseke'schen Randkern und zum Theil bis in die Zonalbündel gelangen.

Bei ***Macropus*** finden sich kaum weniger merkwürdige Verhältnisse. Auf Fig. 39 ist der sensible Endkern der spinalen Trigeminuswurzel mit *Ntrspw* bezeichnet. Der Halbmond der Trigeminuswurzel ist noch äusserst schmal. Aussen lagert sich ihm der enorm mächtige Draeseke'sche Kern (Marginalkern der Trigeminuswurzel) an. Dorsalwärts schwillt derselbe kolbig an. Aussen von diesem folgt erst eine etwas dunklere, dann eine auffällig hellere Schicht von Fasern. Sie ist mit *Y* bezeichnet. Schon die Deutung dieser verschiedenen Schichten begegnet den grössten Schwierigkeiten, auf die ich unten näher eingehen werde. Auf den folgenden Schnitten legt sich aussen an die Schicht *Y* nochmals eine Schicht dunkler, schräg oder longitudinal getroffener Fasern, welche medioventralwärts zum Nucleus lateralis verlaufen oder in Fibrae arcuatae externae übergehen (s. z. B. Objecttr. I, Schn. 19). Ich bezeichne sie mit *X*. Die Schicht *Y* besteht nunmehr nur aus hellen Fasern. Auf Objecttr. II[1]) nimmt der Marginalkern rasch an Mächtigkeit ab und bildet nur einen schmalen gezackten Bogen wie bei den meisten Säugethieren. Der ventrolaterale Theil des Burdach'schen Stranges stellt sich als ein mächtiges dunkles Feld *B* dar, welches unmittelbar an die spinale Trigeminuswurzel angrenzt. Auf Objecttr. III erscheinen die Fasern von *X* noch immer sehr dunkel, aber mehr quergetroffen. Aussen legt sich eine hellere Schicht schräggetroffener Fasern an, welche mit *W* bezeichnet werden soll. Der Marginalkern und die Schicht *Y* erstrecken sich jetzt so weit dorsalwärts, dass sie auch das ventrolaterale Feld des Burdach'schen Stranges *B* lateral umsäumen. Der Marginalkern communicirt daher auch mit dem Monakow'schen Kern. Fig. 40 giebt ein anschauliches Bild dieser Verhältnisse. Der Marginalkern *Dr* zerfällt in zwei Theile, da er hier gerade von einem Wurzelbündel des Vagoaccessorius durchbrochen wird. Der Communicationspunkt seines oberen Stücks mit dem Monakow'schen Kern ist mit *m* bezeichnet. Das hellere Feld *Y* hebt sich auf der Figur nicht deutlich gegen *X* ab, ebenso ist der Unterschied von *X* gegen *W* nicht zu erkennen. Das Feld *B* stellt sich als eine dorsale Verbreiterung des Areals der spinalen Trigeminuswurzel dar. Auch ventralwärts ist das Areal der letzteren keineswegs scharf abgegrenzt. Hier grenzt an die Trigeminuswurzel ein nicht scharf abgegrenztes Feld dunkler Fasern, welches als *Z* bezeichnet werden mag. In das Feld *W* und *X* strahlen von der ventralen Seite immer Bogenfasern ein. An dieser Configuration ändert sich nun einige Zeit nichts. Erst von Objecttr. VII ab zeigt sich ein neues Feld. Es treten nämlich innerhalb des hellen Feldes *Y* erst fleckweise, dann als mehr zusammenhängende Zonen dunkle Areale quergeschnittener Fasern auf. Ich bezeichne sie als *J*-Felder. $W + X$ geht dorsalwärts ganz continuirlich in das Corpus restiforme über. An Stelle des Monakow'schen Kerns tritt die Formatio fasciculata der spinalen Acusticuswurzel. Auf Objecttr. XIII sieht man bereits massenhaft die Bündel der Cochlearwurzel des Acusticus parallel die unteren Theile des Corpus restiforme durchbrechen und auf die graue Masse zu ziehen, die der Formatio fasciculata lateral angelagert ist und zweifellos dem Tuberculum acusticum entspricht. Zugleich zieht sich die Faserschicht $W + X$ immer höher hinauf und geht in das Corpus restiforme über, so dass die Schicht *Y* mit ihren eingesprengten Bündeln der Peripherie immer näher rückt. Das Feld ist ganz mit dem Feld der spinalen Trigeminuswurzel verschmolzen. Zugleich lehrt eine sorgfältige Durchmusterung der Schnitte, dass die *J*-Felder im Wesentlichen aus Bogenfasern bestehen, welche von der ventromedialen Seite schräg in die *Y*-Schicht eintreten und schliesslich sich wieder dorsalwärts in der Richtung auf die Formatio

---

1) Zur Orientirung bemerke ich, dass Objecttr. I 19, II 12, III 11, IV, V und VI je 8, VII 7 und alle folgenden Objectträger bis XIX incl. je 6 Schnitte enthalten; XX ff. enthalten nur je 4 Schnitte.

fasciculata entbündeln[1]). Auf Objecttr. XV ist die Verlagerung der Schicht $W + X$ in dorsaler Richtung bereits so weit vorgeschritten, dass die Schicht Y nur noch durch eine dünne Bogenfaserschicht von der Peripherie getrennt ist. Auf den folgenden Schnitten nehmen diese Bogenfasern rasch zu und bilden das Corpus trapezoides. **Fig. 41** giebt die so entstandenen topographischen Verhältnisse wieder. Das Corpus restiforme ist mit *Cr* bezeichnet. Der mit *VIIIc* bezeichnete Strich endet mitten im Bereich der parallelen Bündel der Cochlearwurzel. Zwischen diesen Bündeln liegen hier nicht mehr nur die Fasern des Corpus restiforme, sondern bereits zum Theil die grauen Massen des vorderen Acusticuskerns, von welchen die Bogenfasern des Corpus trapezoides (*Ctr*) ventrolateralwärts ziehen. Die graue Masse medial von Corpus restiforme ist das Tuberculum acusticum. Die Cochlearisfasern drängen sich nach ihrem Eintritt bald zu einem schmalen, aber dichten Bündel zusammen, welches an der medialen Grenze des Tuberculum acusticum liegt. Die helle graue Masse medial von diesem ist die Formatio fasciculata (spinale Acusticuswurzel). Die spinale Trigeminuswurzel ist mit *Trspw*, ihr Kern mit *Ntrspw* bezeichnet. Das Feld *B* ist untrennbar mit der spinalen Trigeminuswurzel verschmolzen. Zwischen der spinalen Trigeminuswurzel (*Trspw*) und dem Corpus trapezoides liegt das helle Feld *Y*, welches hier nur noch von einem Bogenfaserbündel durchzogen wird. Die *J*-Felder sind verschwunden. Die *Y*-Schicht zieht sich andeutungsweise noch eben etwas um den ventralen Pol der spinalen Trigeminuswurzel herum. Dann folgt ventromedialwärts das kleine dunkle Feld *Z*, welches hier etwa dreieckige Form hat. Die Basis des Dreiecks ruht dem Corpus trapezoides auf. Dann endlich folgt medialwärts der Facialiskern (*NVII*). Diese Situation bleibt nun ziemlich lange unverändert. Nur schiebt sich die obere Olive ventral von dem Facialiskern ein, so dass das Feld *Z* nunmehr zwischen oberer Olive und spinaler Trigeminuswurzel liegt. Auf Objecttr. XXV ist auch die obere Olive verschwunden. Das Feld *Z* liegt jetzt zwischen dem halbmondförmigen Areal der lateralen Schleife und der spinalen Trigeminuswurzel. Bald drängt sich nun die motorische Trigeminuswurzel zwischen dem Feld *Z* und der sensiblen (spinalen) Trigeminuswurzel durch. Hierauf erfolgt der Austritt der motorischen und der sensiblen Trigeminuswurzel ganz in derselben Weise wie bei *Pseudochirus*. Bei diesem Austritt verhalten sich die Fasern der helleren Schicht *Y* ganz wie die Fasern des Feldes *Trspw*. Sie treten anscheinend ganz regellos mit der letzteren vermischt aus. Das Feld *Z* giebt keine einzige Faser zum Trigeminusaustritt ab. Allmählich verschiebt es sich etwas dorsalwärts, so dass das Feld der lateralen Schleife fast rein ventral von ihm zu liegen kommt. Von dem Brückenarm bleibt es weiterhin durch den Kern der lateralen Schleife und durch die aufsteigenden Fasern der lateralen Schleife getrennt. Von den letzteren wird es übrigens zum Theil auch durchbrochen, namentlich in seinem lateralen Abschnitt. Ein Nucleus laciniatus fehlt auch bei *Macropus* nicht. Er reicht vom medialen Rand der Eminentia trigemini



Fig. 41. Querschnitt durch die Medulla oblongata von *Macropus rufus* (Objecttr. XVI, Schn. 5). PAL'sche Färbung. Vergrösserung ca. 3,8 : 1. *Cr* Corpus restiforme. *Ctr* Corpus trapezoides. *Fl* Flocke. *Ml* Massa lateralis des Kleinhirns. *Ntrspw* Kern der spinalen Trigeminuswurzel. *Trspw* spinale Trigeminuswurzel. *Vi* Vermis inferior. *vest²* Vestibularbahn 2 Ordnung. *VIIIc* Cochlearwurzel des Acusticus.

1) Von den ebenfalls die *Y*-Schicht durchbrechenden, leicht erkennbaren Wurzelbündeln des Vagoaccessorius sehe ich natürlich ab.

ziemlich tief in das Innere. Von einem Zusammenhang der Fasern des Feldes *Z* mit dem Nucleus laciniatus habe ich mich nicht überzeugen können. In der Vierhügelregion wird die Verfolgung des Feldes *Z* sehr schwierig. Jedenfalls wird es hier von dem sich zur Kreuzung anschickenden Bindearm durchbrochen.

Die Deutung aller dieser Verhältnisse ist nicht leicht. Befremdend ist vor allem das Verhalten der spinalen Trigeminuswurzel, welche in eine innnere dunkle Schicht und eine schmalere äussere helle Schicht (*Y*) zerfällt. Ich bin auch zur Zeit nicht in der Lage, hierfür eine weitere Aufklärung zu geben. Man hat allerdings wiederholt versucht, innerhalb der spinalen Trigeminuswurzel Unterabtheilungen zu unterscheiden. Hierher gehören die Arbeiten von BREGMANN[1]), WALLENBERG[2]), BOCHENEK[3]) u. A. Bei keiner dieser Beobachtungen handelt es sich um eine Unterscheidung einer äusseren und einer inneren Zone, wie sie sich für *Macropus* ergeben hat. Auch die von BREUER und MARBURG[4]) angegebene Dreitheilung (Hauptwurzel, Fibrae aberrantes und Fasciculi concomitantes) bezieht sich auf ganz andere Verhältnisse. Ich bin mangels aller analogen Befunde daher sehr geneigt, die starke Entwickelung der Schicht *Q* bei *Macropus* mit der ganz ungewöhnlich starken Entwickelung des DRAESEKE'schen Marginalkerns in Verbindung zu bringen. Ob der hellen Schicht *Q* auch eine besondere Function bezw. welche Function ihr zukommt, muss dahingestellt bleiben.

Weiter bedarf das Verhalten des Feldes *B* der Aufklärung. Handelt es sich dabei wirklich um einen Zuzug von Hinterstrangsfasern zur spinalen Trigeminuswurzel? Die Entscheidung bietet die allergrössten Schwierigkeiten. Allerdings scheint mir die Annahme am nächsten zu liegen, dass bei *Macropus* die spinale Trigeminuswurzel mit einem erheblichen Faserantheil dorsal von ihrem Endkern, also in das Bereich des Hinterstrangs zu liegen kommt[5]).

Drittens ist die Bedeutung des Feldes *Z* festzustellen. Meines Erachtens kann es keinem Zweifel unterliegen, dass es dem Zonalbogen von *Echidna* entspricht. Der Unterschied gegen *Echidna* und zum Theil auch gegen *Perameles* besteht nur darin, dass das Feld *Z* bei *Macropus* niemals die spinale Trigeminuswurzel vollständig umgürtet, sondern sich von Anfang an auf die Umgebung des ventromedialen Pols der Trigeminuswurzel beschränkt, also auf dasjenige Gebiet, in das die Zonalbündel von *Echidna* erst in proximaleren Ebenen gelangen. Die Zonalbündel sind also nicht etwa eine ausschliesslich bei *Echidna* vorkommende Bahn, sondern sie haben nur bei *Echidna* eine ganz besondere Lage. Der weitere centrale Verlauf scheint allerdings bei *Echidna* ein anderer zu sein, als bei *Macropus*; ich möchte indessen hierauf nicht zu viel Gewicht legen, da die Verfolgung der Zonalbündel bei *Echidna* in Folge des Durchzugs der Ponsfaserung sehr unsicher wird.

Bei dem **Igel** ist der DRAESEKE'sche Marginalkern sehr dürftig entwickelt und dem entsprechend auch die Schicht *Q* kaum angedeutet. Auch die Zonalbündel sind nur schwach vorhanden.

Bei den höheren Placentaliern ist das Homologon der Zonalbündel nicht leicht zu bestimmen. Die oben erwähnten Fasciculi comitantes trigemini, welche von BREUER und MARBURG bei dem Menschen beschrieben worden sind, kommen in Anbetracht ihres weiteren Verlaufs wohl schwerlich in Frage (vergl. Fig. 4 der citirten Arbeit). Aus demselben Grund ist wohl auch nicht an das „laterale absteigende Kleinhirnbündel" von RAMÓN Y CAJAL zu denken. Es bleibt dann nur noch die Homologie mit dem MONAKOW-schen Bündel aus dem rothen Kern (also dem Tractus rubrospinalis oder der ventrolateralen Haubenbahn

---

1) Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., Heft 1 u. Jahrb. f. Psychiatrie, Bd. XI, p. 73.
2) Neurol. Centralbl., 1896, p. 873.
3) Névraxe, 1901, T. III, p. 109.
4) Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., 1902, Heft 2, p. 208 u. Fig. 3.
5) Dabei ist in Betracht zu ziehen, dass Theile des Trigeminusendkerns zuweilen weit dorsalwärts abgesprengt sind. Vergl. KARPLUS, Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., Heft 11, p. 171.

der Fig. 158 in OBERSTEINER's Anleitung, 4. Aufl.). Ich bin in der That sehr geneigt, an diese Homologie für das Feld *Z* von *Macropus* zu denken. Dem entsprechend möchte ich meine in der zweiten Monographie (p. 701) für *Pseudochirus* aufgestellte Auffassung des Feldes *Sstr*, welches sich mit dem Feld *Z* deckt, abändern. Bei *Perameles* und namentlich *Echidna* muss man dann allerdings eine wesentliche Modification des Verlaufs dieser Bahn annehmen. Dass bei *Macropus* das Feld *Z* schliesslich in die Nähe des roten Kerns gelangt, geht aus der oben gegebenen Schilderung zur Genüge hervor. Auch spinalwärts scheint das Feld *Z* ganz in Uebereinstimmung mit dem MONAKOW'schen Bündel in den hinteren Theil des Seitenstrangs zu gelangen. Auch das relativ grobe Fasercaliber ist beiden Bündeln gemeinsam. Endlich kann die vorzügliche Beschreibung, welche HATSCHEK[1]) vom Verlauf des MONAKOW'schen Bündels bei dem Maulwurf gegeben hat, mit wenig Abänderungen geradezu auf das Feld *Z* von *Macropus* übertragen werden. Auch für die Spitzmaus finde ich ein ähnliches Verhalten.

5. Die untere Olive.

Bei ***Perameles*** stellt sich die untere Olive in drei verschiedenen Formen dar. In den distalsten Ebenen besteht sie aus zwei fast gleich grossen kugeligen, durch eine Brücke verbundenen Massen. Die mediale Masse *a* liegt der Raphe unmittelbar an und liegt zugleich etwas dorsaler. Die laterale Masse *b* wird in ihrem lateralsten Abschnitt von der Hypoglossuswurzel durchbrochen. In höheren Ebenen wird die Brücke zwischen *a* und *b* breiter, so dass *a* und *b* jetzt eine einheitliche, etwas schief gestellte längliche Masse bilden. Endlich in den höchsten Ebenen zieht sich die untere Olive von der Raphe zurück (wohl in Folge einer Reduction der Masse *a*) und bildet nun einen elliptischen Körper, dessen Längsaxe von lateral und ventral nach medial und dorsal verläuft. Die Zellen sind grösstentheils elliptisch. Ihr längster Durchmesser misst im Durchschnitt ca. 22 μ.

Bei ***Macropus*** ist die Olive etwas complicirter gebaut. Die Masse *a* ist ziemlich gross, die Masse *b* (Oi^b auf Fig. 39) klein und fast kugelrund. Die Verbindung zwischen beiden wird durch eine dritte Masse *c* (Oi^c auf Fig. 39) hergestellt, welche sich ventralwärts an *a* und *b* anschliesst. Vergl. Fig 39. Auf manchen Schnitten kommt so das Gesammtbild eines liegenden ∽ zu Stande. Proximalwärts verschmelzen dann die drei Massen ganz ähnlich wie bei *Perameles* zu einer einzigen schräg gestellten elliptischen Masse. Weiterhin formt sich diese jedoch zu einem unregelmässigen, schief gestellten Viereck um, dessen mediale Kante eine hilusähnliche Einbuchtung zeigt. Vergl. Fig. 40. Die ventrale Kante wird von einem dichten Bogenfaserzug umsäumt. Die Hypoglossuswurzel durchsetzt den lateralsten Theil parallel der lateralen Kante. Streckenweise ist auch an der lateralen Kante ein Hilus angedeutet. Auf Objecttr. VI schrumpft die Olive bereits zusammen und nimmt wieder rundliche Gestalt an. Auf Objecttr. VII verschwindet sie, doch bleibt an ihrer Stelle noch länger ein diffuses graues Maschenwerk zurück. Nebenoliven fehlen.

Höchst merkwürdig ist die Olive bei ***Phascolarctus,*** wo sie fast in allen Ebenen einen compacten, sehr langgestreckten, schräg gestellten grauen Balken darstellt.

Die p. 800 ff. und p. 853 geschilderte Configuration der unteren Olive bei den beiden Monotremen gestattet keinen sicheren Vergleich.

Unter den **Insectivoren** zeigt die Spitzmaus Verhältnisse, die an *Perameles* erinnern. Bei dem Igel tritt zunächst in den distalsten Ebenen ein graues Maschenwerk beiderseits neben der Raphe auf. Dieses verdichtet sich dann mehr und mehr und breitet sich bis zur Hypoglossuswurzel aus. So entsteht ein compacter grauer Körper, welcher die Form eines rechtwinkligen Dreiecks hat. Die kürzere Kathete

1) Arb. a. d. Wien. Neurol. Institut, 1907, Festschrift f. OBERSTEINER, p. 38 ff.

ist der Raphe angelehnt, die längere erstreckt sich transversal von der Hypoglossuswurzel bis zur Raphe, die Hypotenuse verläuft von ventral-lateral nach dorsal-medial. Die Bogenfasern durchsetzen diese Massen transversal und fast geradlinig. In proximaleren Ebenen nimmt die laterale Spitze des Dreiecks an Masse erheblich zu, so dass die Dreiecksgestalt verloren geht. Streckenweise gelingt es, ganz wie bei *Macropus*, drei graue Massen zu unterscheiden, eine mediale *a*, welche der Raphe zunächst liegt, eine kleine laterale kreisrunde Masse *b*, welche von der Hypoglossuswurzel durchbrochen wird, und endlich eine basale, unterhalb *b*, aber medialwärts bis *a* reichende Masse *c*, welche in ihrem lateralsten Theil ebenfalls von der Hypoglossuswurzel durchbrochen wird.

Das Vorkommen einer Olive bei den Reptilien ist bekanntlich noch nicht sichergestellt. Ich finde bei Lacertiliern rechts und links unmittelbar neben der Raphe graue, etwa dreieckige Massen, die ohne weiteres vom Säulenkern der Raphe zu unterscheiden sind und der Olive der Insectivoren und Aplacentalier wohl sicher entsprechen. Das von Edinger auf Fig. 54 seiner Vorlesungen (6. Aufl.) mit *Oliva inf.?* bezeichnete Gebilde hat sicher nichts mit der Olive zu thun.

6. Nucleus lateralis und Nucleus ambiguus.

Nach den ausführlichen Erörterungen über die Identification dieser Kerne bei *Echidna* (p. 798 ff.) kann ich mich hier sehr kurz fassen.

Bei ***Perameles*** findet sich medial von dem Kern der spinalen Trigeminuswurzel ein dichtes graues Netzwerk, welches fast bis zur ventralen Peripherie reicht. Streckenweise ballt sich dasselbe zu etwas zellreicheren, compacten Massen zusammen. Eine derselben kann wohl als Nucleus ambiguus, eine andere als Nucleus lateralis externus angesprochen werden.

Macropus bietet insofern äusserst interessante Verhältnisse, als der Nucleus lateralis enorm mächtig entwickelt ist [1]). Streckenweise dehnt er sich ununterbrochen von der Hypoglossuswurzel bis zum Marginalkern Draeseke's aus. Auf Fig. 39 ist er mit *Nl* bezeichnet. Er giebt zahlreiche Fasern zum Corpus restiforme durch Vermittlung des oben erwähnten Feldes *X* ab. Andererseits sammelt sich an seiner dorsomedialen Seite ein langgestrecktes reticulirtes Faserfeld, dessen weiteren Verbleib ich nicht sicher anzugeben vermag. Beziehungen zu den dorsolateral benachbarten Zonalbündeln sind mir sehr fraglich. Der Nucleus ambiguus ist relativ dürftig entwickelt. Auf Fig. 40 ist der Nucleus lateralis bereits verschwunden. Das mit *l* bezeichnete Fasergebiet hängt vielleicht mit dem Nucleus lateralis zusammen. Eine Gliederung des Nucleus lateralis (Seitenstrangkerns), wie ich sie bei *Pseudochirus* beschrieben (2. Monogr., p. 689), ist bei *Macropus* nicht sicher nachzuweisen.

Phascolarctus zeigt einen viel weniger mächtigen und auch nicht so compakten Nucleus lateralis.

Die beiden Monotremen stimmen jedenfalls viel mehr mit *Perameles* und *Phascolarctus* als mit *Macropus* überein.

Unter den Insectivoren zeigt der Igel die grösste Uebereinstimmung mit *Perameles* und *Phascolarctus*.

7. Der dorsale Vago-accessoriuskern.

Das Hauptinteresse knüpft sich an die Unterscheidung einzelner Zellgruppen im dorsalen Vaguskern (vergl. p. 798). Bei ***Perameles*** kehrt die für *Echidna* beschriebene Dreitheilung des dorsalen Vaguskerns in ganz ausgesprochener Weise wieder. Man kann mit aller Bestimmtheit auch bei *Perameles* einen klein-

1) *Macropus* würde sich daher eventuell ausgezeichnet zu experimentellen Degenerationsstudien behufs Erforschung der Faserverbindungen des Nucleus lateralis eignen.

zelligen dorsalen, einen grosszelligen ventralen und einen ventrolateral angelagerten, zum Fasciculus solitarius gehörigen Subnucleus unterscheiden. Der kleinzellige dorsale Subnucleus zerfällt nochmals — allerdings weniger scharf — in eine laterale und eine mediale Abtheilung. Die letztere springt fast leisten- bezw. knopfartig etwas über das Niveau der Rautengrube vor [1]). Dieser knopfartige Vorsprung entspricht der Stelle, wo sich der Centralcanal geöffnet hat. In der That findet man in spinalen Ebenen, unterhalb der Oeffnung des Centralcanals, dass die beiderseitigen medialen Abtheilungen des kleinzelligen dorsalen Subnucleus oberhalb des Centralcanals zusammenfliessen. Sie bilden hier das „Commissuralganglion" von RAMÓN Y CAJAL [2]). In diesen distalen Ebenen liegt ausserdem der grosszellige Subnucleus nicht ventral, sondern fast rein lateral von dem kleinzelligen Subnucleus. Die laterale Abtheilung des kleinzelligen Subnucleus erscheint überhaupt erst in proximaleren Ebenen, erheblich oberhalb der Oeffnung des Centralcanals. Die Zellen des grosszelligen Subnucleus messen im längsten Durchmesser 20 μ und mehr. Der Tractus solitarius und sein Kern ist nicht stark entwickelt. Er lässt sich nicht mit Sicherheit bis zur unteren Grenze der Medulla oblongata verfolgen. Namentlich wird sein Bild hier durch die mächtigen Kreuzungsbündel der Commissura intracentralis posterior verwischt. Es scheint mir übrigens, dass seine Fasern zum Theil in diese Commissur eintreten. Endlich möchte ich nicht verschweigen, dass einige Bilder zu Gunsten der von CLARKE [3]), STADERINI [4]), MINGAZZINI [5]) u. A. vertretenen Ansicht sprechen, wonach einige Vagus- bezw. Accessoriusfasern aus dem benachbarten Hypoglossuskern stammen. Der sogenannte Nucleus intercalatus von STADERINI fehlt in den distalen Ebenen ganz. In den proximalen erscheint er an der bekannten Stelle lateral vom Hypoglossuskern, erweist sich aber bei Verfolgung der Serie als ein spinalwärts vorgeschobener Zipfel des Nucleus triangularis (vergl. 2. Monogr., p. 692).

Bei ***Macropus*** sind die Verhältnisse fast ganz genau dieselben. Nur reicht der „Nucleus intercalatus" etwas weiter spinalwärts. Er ist durch auffälligen Markreichthum ausgezeichnet. Ich möchte ihn auch hier nur für einen Zipfel des Nucleus triangularis halten. Der Tractus solitarius und sein Kern ist stärker entwickelt als bei *Perameles*. ***Phascolarctus*** verhält sich wie *Macropus*. Auffällig stark ist der Faserstrom, der aus dem N. triangularis und aus dem „N. intercalatus" ventromedialwärts am Rand des Hypoglossuskerns entlang zieht. Die von mir früher beschriebene Dreitheilung des dorsalen Vaguskerns bei *Pseudochirus* (2. Monogr., p. 693) stimmt im Wesentlichen mit derjenigen bei *Macropus*, *Perameles* und *Phascolarctus* überein.

Da auch beide **Monotremen** (vergl. p. 798) eine analoge Dreitheilung erkennen lassen, so kann sie wohl als für alle Aplacentalier gültig bezeichnet werden. Aber auch bei den Placentaliern kehren ähnliche Verhältnisse wieder. Vor allem verhält sich der Igel fast genau so wie die Aplacentalier. Ein grosszelliger ventraler und ein kleinzelliger dorsaler Subnucleus fallen sofort auf. Der Zerfall des letzteren in eine mediale und eine laterale Abtheilung ist weniger deutlich. Der Tractus solitarius und sein Kern ist sehr stark entwickelt und reicht weit spinalwärts. Auch der Nucleus intercalatus ist auffällig mächtig und reicht weit spinalwärts. Proximalwärts stellt sich seine Verbindung mit dem Triangularkern dadurch her, dass aus letzterem zahlreiche Fasern unmittelbar unter dem Ventrikelboden dorsal von dem in die Tiefe gedrängten Rest des dorsalen Vaguskerns medialwärts zum Nucleus intercalatus ziehen (zum Theil allerdings nur, um ihn zu durchbrechen, s. o.). Ich kenne überhaupt bis jetzt kein Säugergehirn, das nicht wenigstens die Zweitheilung in einen grosszelligen und einen kleinzelligen Subnucleus erkennen liesse.

1) Mit dem Nucleus funiculi teretis, der gleichfalls zuweilen knopf- bezw. leistenartig vorspringt, hat diese mediale Abtheilung des dorsalen Vaguskerns natürlich nichts zu thun.
2) Origen de los nervios vago y glossofaringeo, Madrid 1895.
3) Philos. Transact., 1858.
4) Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., 1895, Bd. XII, p. 220, und 1896, Bd. XIII, p. 326.
5) Arch. ital. di Otol. 1896, Vol. IV (Ref.).

Bei dieser Sachlage liegt es nahe, die neuerdings wieder vielfach vertretene Hypothese[1]) von der gemischten, d. h. sensiblen und motorischen Function des dorsalen Vago-accessoriuskerns zu dieser anatomischen Zweitheilung in Beziehung zu bringen. Es läge dann am nächsten, die motorische Function dem grosszelligen Subnucleus zuzuweisen. Hiermit stehen auch neuere Untersuchungen von Tricomi-Allegra[2]) an Katzen und Kaninchen, auf welche ich hier nicht näher eingehen kann, einigermaassen in Einklang.

Sehr viel schwieriger ist die absteigende Verfolgung des dorsalen Vago-accessoriuskerns bei den Reptilien. Immerhin ist wenigstens bei *Lacerta* die principielle Zweitheilung schon ganz unverkennbar vorhanden.

8. Die Region der Acusticuskerne.

Kölliker hat als eine Besonderheit der beiden Monotremen den Verlauf des N. cochleae ventral vom Corpus restiforme hervorgehoben. Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht (vergl. p. 802 u. p. 854), kann von einem ventralen Verlauf der Cochlearfasern nicht wohl die Rede sein, vielmehr durchsetzen die meisten Cochlearfasern das Areal des Corpus restiforme, und nur ein Theil bleibt ventral von ihm. Auch ist Kölliker insofern im Irrthum, als er nur den beiden Monotremen dies Verhalten zuschreibt. Ich finde bei den Marsupialiern ganz ähnliche Verhältnisse.

Bei ***Perameles*** treten die distalen Cochlearisfasern ventral vom Corpus restiforme ein und gelangen in das sehr stark entwickelte Tuberculum acusticum[3]), in dessen Innern sie einen dichten centralen Filz bilden. Die proximalen Cochlearfasern durchsetzen auf ihrem Wege zum Tuberculum acusticum theils das Corpus restiforme, theils die Formatio fasciculata. Die medialen (bezw. ventralen) Vestibularisfasern ziehen zum Nucleus triangularis und durchsetzen dabei zum Theil den dorsalsten Theil des Areals der spinalen Trigeminuswurzel, während die lateralen (bezw. dorsalen) Vestibularisfasern direct zur Formatio fasciculata ziehen. Die medialsten (ventralsten) Vestibularisfasern scheinen übrigens an der medialen Kante des N. triangularis entlang und ventral unterhalb des Facialisknies medialwärts zu ziehen. Dorsal vom Corpus restiforme finde ich keine einzige Acusticusfaser, die mit Sicherheit bis in die Acusticuswurzel zu verfolgen wäre. Allerdings ist — und dieser Befund scheint mir sehr interessant — das Corpus restiforme von einem ziemlich dicken Belag grauer Substanz bedeckt, und in diesen Belag, der sich ventralwärts allmählich verdünnt und dorsalwärts ganz kontinuirlich in das Grau des Tuberculum acusticum übergeht, sieht man zahlreiche feine Bogenfasern eingebettet, aber ich habe mich nicht sicher von der Herkunft dieser Bogenfasern aus der Acusticuswurzel überzeugen können. — Aus dem Filz des Tuberculum acusticum entspringt ein äusserst mächtiges Bündel, welches sich mit der grössten Sicherheit zur gleichseitigen Olive verfolgen lässt. Es handelt sich zweifellos um die vielfach beschriebene Hörbahn zweiter Ordnung.

Bei ***Macropus*** ist der Procentsatz der rein ventral vom Corpus restiforme verlaufenden Cochlearisfasern noch kleiner als bei *Perameles*. Es ergiebt sich dies zum Theil übrigens bereits aus dem eigenthümlichen Verhalten des oben beschriebenen Feldes $X + W$. Weitaus die meisten Cochlearisfasern durchbrechen in parallelen Bündeln den ventralen Theil des Corpus restiforme und gelangen so zu dem fast

---

1) Forel hat zuerst, zum Theil auf Versuche Mayser's gestützt, gegenüber der herrschenden Anschauung von der sensiblen Function des dorsalen Vaguskerns seine motorische Function behauptet, wenigstens für seine „mittelgrossen spindelförmigen Zellen" (Festschr. f. Kölliker und Naegeli, 1891, auch Ges. Abh., p. 221). Er erwähnt hier übrigens auch einen „kleinzelligen Kern" (p. 220 u. Fig. 6), der lateral- und frontalwärts vom motorischen Kern (d. h. also nach Forel vom dorsalen Hauptkern) liegen soll. Für die motorische Natur ist dann im Jahre 1897 Marinesco (Soc. de Biol. 13. Febr. 1897) wieder eingetreten.

2) Archivio di Anatomia e di Embriologia, 1903, Vol. II, p. 585.

3) Ob nicht einige dieser distalen Fasern auch in die Formatio fasciculata (spinale Acusticuswurzel) gelangen, lasse ich dahingestellt. Solche Fasern würden dann, wenn man an dem rein vestibularen Charakter der spinalen Acusticuswurzel festhalten will, hypothetisch aus dem N. vestibularis hergeleitet werden müssen.

noch mächtiger als bei *Perameles* entwickelten Tuberculum acusticum. Letzteres sendet den Cochlearisfasern einen fast dreieckigen, etwas an den Nucleus triangularis erinnernden Zipfel entgegen. Vergl. Fig. 41. Der „Brillenkern" — so will ich den oben erwähnten das Corpus restiforme wie ein Brillenglas umfassenden Belag bezeichnen — ist bei *Macropus* relativ dürftig entwickelt. Einzelne Acusticusfasern ziehen auch im Bogen durch das Areal des Corpus restiforme und gelangen so zum Tuberculum acusticum. Unmittelbar unter dem Boden der Rautengrube, also an Striae medullares erinnernd, finden sich nur einige wenige Faserbündel an der Grenze des Corpus restiforme und des Tuberculum acusticum. In proximaleren Ebenen findet man allerdings zahlreichere Fasern auf der Oberfläche des Corpus restiforme, es lässt sich aber leicht feststellen, dass diese sämmtlich oder fast sämmtlich der Vestibularisbahn zweiter Ordnung angehören.

Phascolarctus verhält sich in jeder Beziehung wie *Macropus*. Für *Pseudochirus* (2. Monogr., p. 696) habe ich ebenfalls analoge Verhältnisse beschrieben.

Bei dem Igel fehlen bereits die durchbrechenden Cochlearisbündel fast ganz, vielmehr umkreisen die Cochlearisfasern in der bekannten, für die Placentalier typischen Art und Weise das Corpus restiforme, indem sie es von aussen umgreifen. Umgekehrt finden sich bei den Reptilien parallele Durchbrechungsbündel der Cochleariswurzel, welche wenigstens einigermaassen an diejenigen der Monotremen erinnern.

Anhangsweise bemerke ich noch, dass bei allen mir bekannten Marsupialiern sich die von mir für *Pseudochirus* beschriebene Pars coronaria nuclei triangularis (2. Monogr., p. 696) wiederfindet. Die Area intromissa (ibid.) ist bei den anderen Marsupialiern nicht so scharf abgegrenzt wie bei *Pseudochirus*. Endlich führe ich als eine gemeinschaftliche Eigenthümlichkeit aller Marsupialier an, dass im ventralen Abschnitt des Triangularkerns die Ganglienzellen im Ganzen grösser sind als im dorsalen. Auch bei den Placentaliern kehrt die Tendenz zu dieser Vertheilung wieder.

9. Der Facialisursprung.

Bei ***Perameles*** liegt der Facialiskern mit seiner Hauptmasse spinal von der Oliva superior. Nur auf eine sehr kurze Strecke sind Facialiskern und obere Olive auf demselben Schnitt zu sehen, und zwar liegt auf dieser kurzen Strecke der Facialiskern dorsal (nicht lateral) von der Oliva superior. Zwischen dem Nucleus lateralis und dem Facialiskern besteht auch bei *Perameles* keinerlei Zusammenhang. Ersterer verschwindet schon vor der oberen Grenzebene der Oliva inferior, und hierauf folgen ca. 20 Schnitte, auf welchen überhaupt keine Ganglienzellenanhäufung zu sehen ist, und dann erst erscheint der Facialiskern.

Der Facialiskern zerfällt viel weniger deutlich als bei anderen Säugern in eine ventrale und eine dorsale Abtheilung, vielmehr überwiegt der ventrale Subnucleus durchaus. Dorsalwärts von ihm finden sich allerdings noch ziemlich grosse Ganglienzellen, aber sie schliessen sich nicht zu einer compacten Masse zusammen und sind auch im Allgemeinen kaum zahlreicher als beispielsweise allenthalben in der Formatio reticularis alba medialis. Nur auf eine kurze Strecke findet sich ein etwas dichterer Zellhaufen zwischen dem ventralen Subnucleus des Facialiskerns und dem Nucleus triangularis (letzterem noch etwas näher als ersterer). Dieser mag der dorsalen Abtheilung des Facialiskerns entsprechen.

Manche Zellen des Facialiskerns haben einen Durchmesser von über 40 μ.

Der Kernschenkel des Facialis steigt aus dem Kern in zahlreichen kleinen Bündelchen zuerst fast rein dorsal, dann dorsomedial zum Ventrikelboden auf, um das Facialisknie zu bilden. Letzteres erscheint im Querschnitt erst kreisrund, dann mehr elliptisch. Auf der Höhe seiner Entwickelung misst es im transversalen Durchmesser ca. 800 μ, im dorsoventralen ca. 570 μ. Es ist, wie früher beschrieben, in die Pars coronaria des Nucleus triangularis eingebettet. Merkwürdig sind die zahlreichen feinen circulären

Fasern, welche den Querschnitt des Knies ringsum (mit Ausnahme der dem Ventrikelboden zugekehrten Seite) ziemlich dicht umgeben.

Der longitudinale Verlauf des Facialisknies erstreckt sich nur über ca. 12 Schnitte, dann entbündelt sich das Facialisknie bereits in den Austrittsschenkel. Dieser stellt im Gegensatz zu dem Kernschenkel einen einzigen fast compacten Faserstrom dar. Derselbe zieht dem ventromedialen Rand des Nucleus triangularis entlang, zum Theil noch innerhalb des Graus dieses Kerns ventrolateralwärts. Er kreuzt dabei unter stumpfem Winkel die Cochlearbahn zweiter Ordnung aus dem Tuberculum acusticum, welche, nachdem sie den Nucleus triangularis durchbrochen hat, zur Oliva superior zieht. Er gelangt dann unmittelbar oberhalb des Endkerns der spinalen Trigeminuswurzel in das Areal der letzteren und durchbricht es in seinem obersten Abschnitt. Er liegt dabei ventral von den Bündeln der eintretenden Vestibulariswurzel und durchbricht schliesslich unterhalb dieser letzteren das Corpus trapezoides.

Macropus zeigt fast genau dasselbe Verhalten. Der Durchmesser des Kniеareals beträgt 980 bezw. 840 μ. Der Austrittsschenkel ist so breit, dass seine dorsalsten Fasern den ventralsten Theil des Corpus restiforme passiren. Auch liegt bei *Macropus* der Austrittsschenkel im Vergleich zu *Perameles* etwas proximaler als die Vestibulariswurzel. Bei ***Phascolarctus*** scheint der dorsale Subnucleus des Facialiskerns etwas stärker ausgeprägt zu sein als bei *Perameles*. KÖLLIKER[1]) fand den Facialiskern bei *Phascolarctus* und *Phalangista* aus 3 oder 4 Abtheilungen zusammengesetzt, aber keinen getrennten dorsalen Kern.

Die **Monotremen** zeigten im Ganzen dasselbe Verhalten, nur ist das Facialisknie sowohl bei *Ornithorhynchus* wie bei *Echidna* viel weniger entwickelt. Insbesondere bei der letzteren bildet es, wie ich zu p. 803 nachtragen will, kein ganz scharf abgegrenztes Feld. Der Austritt der Facialiswurzel erfolgt unmittelbar medioventral von der Vestibulariswurzel (vergl. I. Monogr., Fig. 2)[2]). An einzelnen Schnitten ist es sogar nicht immer leicht zu entscheiden, ob ein bestimmtes Wurzelbündel zur Vestibularis- oder zur Facialiswurzel gehört.

Im Hinblick auf die Thatsache, dass bei den Reptilien der Austritt des Facialis ganz regelmässig in Verbindung mit dem Acusticus dorsal von der spinalen Trigeminuswurzel erfolgt (vergl. z. B. EDINGER, Vorl. über den Bau der nervösen Centralorg., 6. Aufl., Fig. 59), erscheint es höchst interessant, dass auch bei sämmtlichen Aplacentaliern der Facialisaustritt in ganz analoger Weise dorsalwärts verschoben ist. Bei den niedrigsten placentalen Säugethieren, z. B. dem Igel, erfolgt der Facialisaustritt in der uns von den höheren Säugern her geläufigen Weise, d. h. ventromedial von der spinalen Trigeminuswurzel.

Bei dieser Sachlage bot es natürlich das grösste Interesse, nach dem N. intermedius Wrisbergii zwischen Acusticus und Facialis zu suchen. Es ist mir ebensowenig wie KÖLLIKER[3]) geglückt, ihn bei einem aplacentalen Säuger zu finden. Speciell habe ich auch — im Hinblick auf die bekannte Annahme von Beziehungen der Radix intermedia zum Solitärbündel — gesucht, ob intermediäre Bündel zwischen der Facialis- und der Acusticuswurzel zum Solitärbündel zu verfolgen sind, jedoch bin ich auch hier nicht zu bestimmten Ergebnissen gelangt. Endlich mag auch erwähnt werden, dass die sogenannte „sensible

1) Die Med. obl. u. die Vierhügelgegend u. s. w., 1901, p. 35.

2) Leider sehe ich bei der Correctur, dass der Text p. 803, Z. 2 von oben verstümmelt ist. Es muss heissen: Der Austrittsschenkel des N. facialis durchbricht den obersten Theil der spinalen Quintuswurzel, zum Theil verläuft er auch zwischen diesem und dem Eintrittsfeld des N. vestibularis.

3) L. c. p. 36.

Facialiswurzel" vieler Fische und Amphibien bei keinem Aplacentalier, auch bei *Ornithorhynchus* nicht, nachweisbar ist.

10. Oliva superior, Corpus trapezoides, Nucleus corp. trapezoides.

Der Oliva superior ist im Vorigen bereits wiederholt gedacht worden. Ich trage jetzt noch nach, dass sie bei *Perameles* nicht die elegant geschlängelte Figur wie z. B. bei manchen Carnivoren hat, wenn auch eine leicht S-förmige Anordnung der Hauptmasse der Ganglienzellen auf einigen Schnitten angedeutet ist. Durchweg zerfällt sie schon für die grobe Betrachtung in eine mediale und eine laterale Abtheilung. Der sogenannte Stiel der oberen Olive, d. h. ihre Verbindungsbahn zum Abducenskern ist relativ schwach entwickelt. Sehr auffällig sind mir Fasern, welche aus den dorsalen Abschnitten des Querschnittes ventralwärts fast senkrecht absteigen und durch die obere Olive oder medial oder lateral an ihr vorbei bis zur ventralen Peripherie ziehen und sich hier zwischen den Fasern des Corpus trapezoides verlieren. Die meisten Zellen der oberen Olive messen 25—30 μ im längsten Durchmesser. Ventral von der oberen Olive findet man noch einige Zellreste zwischen den tieferen Trapezfaserbündeln. Ich bin sehr geneigt, diese als Nucleus corporis trapezoidei aufzufassen. — Was das Corpus trapezoides selbst anlangt, so verhält es sich im Wesentlichen wie bei den höheren Säugern. Die Pyramiden lässt es also ventral liegen. Während es in den Seitentheilen einen compacten Faserstrom bildet, löst es sich medialwärts in zahlreiche, annähernd parallele, zum Theil einen geschwungenen Verlauf nehmende Bündel auf, welche in der Raphe eine breite Kreuzung durchmachen. Einzelne Bündel durchbrechen dabei das Areal der medialen Schleife. Wenn die ersten Querfasern des Pons im Mitteltheil des Schnittes auftreten, hat sich das Corpus trapezoides in den Seitentheilen schon völlig erschöpft, dagegen sieht man im Mitteltheil noch tiefe Kreuzungen der Trapezbündel, welche von der Ponsfaserung durch die Pyramiden und die ersten Anfänge der Nuclei pontis getrennt sind.

Bei ***Macropus*** sind die Verhältnisse sehr ähnlich. Man kann innerhalb der oberen Olive bis zu 5 Zellhaufen unterscheiden. Das Corpus trapezoides ist nicht nur absolut, sondern auch relativ mächtiger als bei *Perameles*. Seine Faserung bleibt auch im Mitteltheil der Schnitte etwas compacter. Die Zellnester des Nucleus corporis trapezoidei sind sehr stark entwickelt. Sie reichen namentlich medialwärts sehr weit, zum Theil bis zur Abducenswurzel. Der Stiel der oberen Olive ist stärker als bei *Perameles*. Das Verhalten zum Pons ist etwa dasselbe wie bei *Perameles*. Da sowohl bei *Perameles* wie bei *Macropus* die beiden Pyramiden gegen den distalen Ponsrand hin ziemlich stark divergiren (vergl. 1. Monogr., Fig. 37), so liegt das Corpus trapezoides mit seinen Kreuzungen hier in der Medianebene in ansehnlicher Ausdehnung frei. Sehr interessant sind Fasern, welche aus dem Nucleus laciniatus (vergl. p. 891) theils um das Pyramidenareal, theils durch das Pyramidenareal hindurch bis in die Nische zwischen den beiden Pyramiden gelangen und sich hier dem Corpus trapezoides ventral anlegen. Ueberhaupt ist das Areal der Pyramide auch von zahlreichen anderweitigen längsgetroffenen, geschlängelt verlaufenden Faserbündeln durchzogen, welche ihm ein gefeldertes Aussehen verleihen.

Phascolarctus nimmt etwa eine Mittelstellung zwischen *Perameles* und *Macropus* ein.

Vergleicht man mit diesen Verhältnissen diejenigen der beiden Monotremen, so ist vor allem die sehr dürftige Entwickelung der oberen Olive von *Ornithorhynchus* hervorzuheben. Bezüglich *Echidna* verweise ich auf meine Bemerkungen p. 802.

Bei dem **Igel** ist die obere Olive sehr stark in die Breite entwickelt. Auf vielen Schnitten kann man ungezwungen 3 neben einander liegende Zellhaufen unterscheiden. Besonders markant ist ein fast kreisrunder medialer Haufen, welcher von der Abducenswurzel durchbrochen

wird. Es wäre freilich nicht ausgeschlossen, dass er vielmehr als Homologon des Nucleus corporis trapezoidei aufzufassen ist, doch spricht hiergegen der unten besprochene Vergleich mit dem Nagethiergehirn. Im Uebrigen weichen die Bilder dadurch etwas ab, dass der Säulenkern der Raphe ausserordentlich breit ist und auch die mediale Schleife in graue Substanz eingebettet ist. Auch bei *Vespertilio serotinus* ist die obere Olive auffällig stark in die Breite entwickelt, doch ist sie hier nicht so deutlich in einzelne Gruppen gegliedert wie bei dem Igel. Bei den Rodentien ist bekanntlich die „S-Form" schon sehr scharf ausgeprägt. Noch zweckmässiger ist für viele Rodentien, z. B. das Meerschweinchen vielleicht der Vergleich mit einem kleinen lateinischen v, hinter welches ein dicker Punkt gesetzt ist (für die rechte Schnittseite muss das Spiegelbild an die Stelle gesetzt werden). Der dicke Punkt entspricht wahrscheinlich dem oben erwähnten kreisrunden Zellhaufen der oberen Olive des Igels. Ventromedial von ihm findet sich noch ein langgestreckter Nucleus corp. trapezoidei.

Die Oliva superior der **Reptilien** ist noch nicht mit Sicherheit identificirt. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass den Reptilien ein oberflächliches Corpus trapezoides fehlt. Immerhin glaube ich bei *Lacerta* sowohl den Nucleus laciniatus wie die obere Olive gefunden zu haben.

11. Kleinhirnkerne.

Bei ***Perameles*** lassen sich ohne Zwang nur 2 Kleinhirnkerne unterscheiden. Ein medialer Kern kann ohne Bedenken als Dachkern bezeichnet werden. Den lateralen Kern bezeichne ich als Massa grisea lateralis[1]). Die Massa lateralis reicht weiter proximalwärts als der Dachkern. Auf vielen Schnitten kann man innerhalb der Massa lateralis nochmals eine mediale und eine zugleich etwas hakenartig ventralwärts abgebogene laterale Abtheilung unterscheiden. Dazu kommt dann noch der BECHTEREW'sche Kern im Seitenwinkel der Rautengrube. Das Corpus restiforme bleibt im Wesentlichen lateral von der Massa lateralis und wendet sich erst später dorsal von derselben medialwärts. Freilich passirt es auf diesem Weg eine sehr unbestimmt abgegrenzte graue Masse, welche sich noch dorsolateral an die Massa lateralis anschliesst. Dabei muss ich jedoch betonen, dass mir nur nach PAL gefärbte Schnitte zur Verfügung standen, und dass diese zur Abgrenzung der Kerne im Kleinhirn sich wenig eignen. Ich werde vielleicht später Gelegenheit haben, auf Grund von NISSL-Schnitten zuverlässigere Mittheilungen zu machen. Auch ist eine Controle durch Horizontalschnitte in Anbetracht der äusserst verwickelten Verhältnisse unerlässlich. Aus diesem Grund verzichte ich auch vorläufig auf nähere Mittheilungen über *Macropus* und *Phascolarctus.*

Die Kleinhirnkerne der **Monotremen** stimmen mit denjenigen der Marsupialier im Wesentlichen überein (p. 803).

Die Kleinhirnkerne der **Insectivoren** sind uns bereits durch eine Arbeit von WEIDENREICH[1]) etwas näher bekannt. Speciell hat WEIDENREICH zwei Abbildungen der Kleinhirnkerne des Maulwurfs gegeben. Bei dem Igel gelingt es nur mit Mühe, die 4 WEIDENREICH'schen Kerne, also den Nucleus medialis, den N. lateralis, anterolateralis und posterolateralis zu unterscheiden. Es ist selbstverständlich nicht zulässig, wenn einmal eine Zellgruppe auf einigen Schnitten von einem Faserbündel durchbrochen wird, sofort diese Zellgruppe in zwei Untergruppen zu theilen. Es handelt sich vielmehr immer darum, ob, abgesehen von der räumlichen Trennung, wirklich auch in der Organisation[2]), in den Faserverbindungen und in dem Charakter der Zellen Unterschiede bestehen. Bei dem Igel treten in den spinalsten Ebenen zunächst beiderseits je zwei Kerne auf; der laterale ist etwas grösser und querelliptisch, der mediale kleiner und medialwärts

1) Vergl. meine Hirnanatomie, p. 549.
2) Ztschr. f. Morph. u. Anthropol., Bd. I, p. 259.
3) Darunter verstehe ich die Anordnung der Zellen.

zugespitzt. Auf den folgenden Schnitten taucht an der lateralen Seite des medialen Kerns noch ein weiterer Zellhaufen auf, der also zwischen den medialen und den lateralen Kern zu liegen kommt. Ich will diese drei Kerne als a, b und c bezeichnen: a ist der medialste und c der lateralste. Auf den folgenden Schnitten nimmt a sehr rasch an Umfang und Zellenzahl ab, b vergrössert sich noch etwas, und c schwillt mächtig, namentlich in dorsaler Richtung an und entsendet auch in die benachbarten Markstrahlen des Kleinhirns Ausläufer, so namentlich einen lateralen gegen die Flocke und einen dorsalen gegen die Fossa paramediana hin. Die Kerne b und c hängen weiterhin durch Brücken mit einander zusammen. Ausserdem schliesst sich der Deiters'sche bezw. Bechterew'sche Kern medialwärts an den medialen Abschnitt des Kernes c an. Der Kern a erscheint schliesslich nur noch als ein unbedeutender medialer Adnex des Kerns b. Die Ausläufer des Kerns c werden hie und da durch Faserbündel abgeschnürt und imponiren dann vorübergehend als selbständige Kerne. Insbesondere gilt dies von dem dorsalen Ausläufer. Weiterhin schiebt sich der Bechterew'sche Kern, dem der rundliche Querschnitt des Corpus restiforme lateral anliegt, mehr und mehr dorsomedialwärts, so dass er jetzt mit dem Kern b zusammenfliesst. Zugleich verkleinert sich der Kern c, und der rechtsseitige und linksseitige Kern b rücken weiter auseinander. Das Corpus restiforme liegt noch immer ventral von dem Kern c und lateral von den ventralen Partien des Bechterew'schen Kerns. In Ebenen, wo bereits der Trigeminus sich zum Austritt anschickt, entbündelt sich das Corpus restiforme noch in breitem Strome durch die mediale Hälfte des Kerns c dorsalwärts. Dorsal von der Kernmasse angekommen, wenden sich diese Fasern des Corpus restiforme grösstentheils medialwärts und kreuzen die Mittellinie. Man erhält daher in diesem Niveau, welches bereits dem Velum medullare anterius entspricht, folgendes Bild: Im Mitteltheil der Unterwurm, lateral neben diesem der Kern b, der allerdings vielleicht noch immer kleine Bestandtheile des Kerns a und des Bechterew'schen Kerns enthalten mag, dann lateral von ihm der aufsteigende Faserstrom des Corpus restiforme und schliesslich lateral von diesem der laterale Rest des Kerns c; der letztere schrumpft zusehends zusammen. Zugleich ergiessen sich in den proximalen Ebenen nunmehr auch zahlreiche zerstreute Bündel aus dem Hemisphärenmarklager durch das laterale Areal des Kerns c ventralwärts. Es handelt sich dabei, wie die weitere Verfolgung der Serie ergiebt, zweifellos um den Brückenarm. Fast genau in denselben Ebenen formirt sich in dem zusammenschrumpfenden Rest des Kerns b der Halbmond des Bindearms. Letzterer bleibt noch lange in ein Grau eingebettet, welches man als Fortsetzung des Kerns b auffassen kann. Auch das letzte Grau des Kerns c erhält sich in Spuren bis in weit proximal gelegene Ebenen.

Ueberblickt man diese Verhältnisse und vergleicht sie mit denjenigen bei den Aplacentaliern, so ist wohl nicht zweifelhaft, dass der Kern a dem Dachkern von *Echidna*, *Perameles* u. s. f., wie ich ihn oben geschildert habe, entspricht, während der Kern b + c der Massa lateralis homolog zu setzen ist; ebenso erscheint es sehr wahrscheinlich, dass der Kern b dem Nucleus posterolateralis, der Kern c dem Nucleus lateralis der höheren Säuger von Weidenreich entspricht, während für den Nucleus anterolateralis ein sicheres Homologon fehlt. Die von Weidenreich angenommene ausschliessliche Homologie des Nucleus lateralis mit dem Nucleus dentatus des Menschen ist mir dabei mehr und mehr zweifelhaft geworden. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass der Nucleus dentatus des Menschen wenigstens zum Theil auch dem Kern b entspricht. Schliesslich bemerke ich noch, dass die Dreitheilung der Kleinhirnkerne, wie sie bei *Perameles* angedeutet und bei dem Igel ziemlich scharf ausgeprägt ist, bei den meisten Säugethierordnungen wiederzuerkennen ist. Fig. 196 in meiner Hirnanatomie, welche das Kleinhirn von *Paradoxurus* darstellt, lässt z. B die 3 Kerne a, b und c mit grösster Deutlichkeit erkennen. Ich halte daher diese Dreitheilung für den Grundplan im Aufbau dieser Kerne und wiederhole meinen Vorschlag, den Kern a als Nucleus medialis (sive

tecti sive fastigii), den Kern b als Nucleus paramedialis und den Kern c als Nucleus lateralis zu bezeichnen, ausserdem aber die Kerne a und b, soweit sie nicht von einander zu trennen sind, als Massa lateralis zusammenzufassen.

12. Pons.

Die Brücke von ***Perameles*** bietet gegenüber derjenigen der Placentalier keine erheblichen Besonderheiten. Von den distalsten Ebenen ab kann man ein Stratum superficiale und ein Stratum complexum unterscheiden, doch sind beide nichts weniger als scharf geschieden. Die ersten Querfasern treten, da der hintere Ponsrand leicht spinalwärts convex ist (vergl. I. Monogr., p. 117), im Mitteltheile des Schnittes auf. Mit ihrem ersten Auftreten verbindet sich auch sofort die Ansammlung grauer Massen und eine leichte Zerklüftung des Pyramidenareals durch graue Substanz. Sehr charakteristisch ist auch von vornherein ein Bündel, welches noch, bevor es die Mittellinie erreicht, ungekreuzt neben der Raphe dorsalwärts aufsteigt. Ich will es kurz als das „aufsteigende Bogenbündel" des Pons bezeichnen. Ob es mit dem Fasciculus verticalis pontis von Bechterew[1]) identisch ist, ist mir mehr als zweifelhaft. Proximalwärts nimmt das Brückengrau und die Querfaserung der Brücke sehr rasch an Masse zu. Ein einigermaassen abgegrenztes Stratum profundum kommt nicht zu Stande. Vielmehr bleibt das Areal der Pyramidenbahn im Wesentlichen dorsal von dem Brückengrau und der Querfaserung der Brücke. Es wird von der letzteren also nicht durchsetzt. Dorsal folgt auf das Areal der Pyramidenbahn unmittelbar das Areal der medialen Schleife. Aus der Haube ziehen kleine Faserbündelchen durch das Pyramidenareal zur Brücke. Diese „Fibrae perforantes" stammen übrigens nicht aus der medialen Schleife, sondern aus dorsalen Haubenabschnitten, müssen also, bevor sie das Pyramidenareal durchsetzen, das Areal der medialen Schleife passiren. Auch ein Zuzug zur Brücke aus der benachbarten lateralen Schleife ist nicht unwahrscheinlich. Das aufsteigende Bogenbündel hat sich erschöpft. Seine Fasern sind oberhalb der Brückenformation in die Längsrichtung umgebogen und formiren einen sehr charakteristischen rundlichen (senkrecht ovalen) Querschnitt, welcher zwischen der Raphe und der Pyramidenbahn eingekeilt ist. Von der letzteren, welche bei Pal-Färbung stets sehr hell erscheint, hebt es sich durch dunklere Färbung ab. Andrerseits ist es heller als das Areal der medialen Schleife. Es handelt sich wahrscheinlich um dieselben Bündel, welche auch Hatschek[2]) bei *Perameles* gesehen und als Fasciculi paramediani bezeichnet hat. Die Raphe besteht hier aus einem breiten Strom aufsteigender Fasern, während sie in den ventralen Theilen der Brückenformation ein unscharf abgegrenztes Fasergeflecht bildet. Zwischen dem ovalen Querschnitt des aufsteigenden Bogenbündels und dem Pyramidenbahnareal drängt sich ein etwas stärkeres Bündel der oben erwähnten Fibrae perforantes durch.

Dieses sehr charakteristische Bild bleibt nun zunächst ziemlich unverändert. Nur durchbricht doch hier und da einmal ein stärkeres Bündel der Brückenquerfaserung in leicht geschwungenem Verlauf das Areal der Pyramide. Gegen den vorderen (proximalen) Ponsrand hin weichen die beiden Pyramidenareale oder, wie sie jetzt heissen müssen, die beiden Fussareale immer mehr auseinander. Der Verbleib des Bogenbündels ist schwer festzustellen. Es wird zusehends faserärmer, und Hand in Hand mit dieser Faserverarmung sammelt sich graue Substanz in seinem Areal. Zugleich glaube ich zu sehen, dass aus seinem Areal ziemlich zahlreiche Bündelchen ventromedialwärts ziehen und nachträglich in die Brückenkreuzung eintreten. Natürlich ist hier eine Verwechslung mit den oben erwähnten Fibrae perforantes schwer zu

1) Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, Leipzig 1899, p. 287 u. Fig. 251.
2) Arb. a. d. Wien. Neurol. Institut, Heft 10, p. 96.

vermeiden. Jedenfalls habe ich nicht den Eindruck, dass das Bogenbündel sich dem Fuss lateralwärts anschliesst.

Auf Objecttr. V, Schnitt 10 waren die ersten Brückenquerfasern im Mitteltheil des Schnittes erschienen, auf Objecttr. VIII sind die letzten bereits verschwunden[1]), und zwischen den weit auseinandergetretenen Hirnschenkelfüssen tritt die Substantia perforata posterior mit den in sie eingebetteten GANSER'schen Bündeln (vergl. p. 860) zu Tage.

Nachtragen muss ich noch, dass in Folge der starken Entwickelung der spinalen Trigeminuswurzel der Contour in ihrem Bereich etwas vorspringt. So kommt eine Fossa paratrigemina medialis[2]) zu Stande. Anfangs ist diese seicht. Sobald aber die obere Olive abnimmt, wird sie sehr tief. Diese tiefe Kerbe entspricht der Stelle, wo bei *Echidna* (vergl. p. 807) der Nucleus laciniatus auftritt. Bei *Perameles* liegt hier nur spärlicheres Grau. Im Innern liegt hier das MONAKOW'sche Bündel (Fasciculus rubrospinalis, vergl. p. 892). Die Brückenfasern füllen die Kerbe der Fossa paratrigemina medialis nicht aus. Einzelne Bündel des Corpus trapezoides werden hier sogar ins Innere abgelenkt und scheinen sich in der Haube zu verlieren. Sorgfältigere Beobachtung lehrt jedoch, dass auch diese Bündel im Bogen wieder zur übrigen Trapezfaserung zurückkehren. Dabei müssen sie allerdings zum Theil das MONAKOW'sche Bündel durchbrechen.

Bei ***Macropus*** beginnt die Brücke auf Objecttr. XXVI und endigt im Wesentlichen auf Objecttr. LVII. Sie umfasst also 120—130 Schnitte[3]). Ein eigentlicher „Brückenschnabel" fehlt bei *Macropus* wie bei *Perameles*. Der Nucleus laciniatus in der Fossa paratrigemina medialis ist viel besser ausgeprägt als bei *Perameles*. Er liegt zwischen dem Halbmond der lateralen Schleife und der spinalen Trigeminuswurzel, bezw. weiterhin der austretenden motorischen Trigeminuswurzel. Die Ponsfaserung drängt ihn dann in das Innere, so dass er bei oberflächlicher Betrachtung mit dem lateralen Schleifenkern verwechselt werden kann. Thatsächlich hat er mit diesem nichts zu thun. Anfangs liegt er mehr ventral, später mehr lateral vom MONAKOW'schen Bündel.

Die Fibrae perforantes sind bei *Macropus* noch stärker entwickelt als bei *Perameles*. Ein solches Bündel steigt jederseits fast senkrecht neben der Raphe auf und entspricht wahrscheinlich dem Fasciculus verticalis pontis von BECHTEREW (s. oben). Dagegen ist auffälliger Weise das aufsteigende Bogenbündel und sein ovales Querschnittsfeld nicht deutlich ausgeprägt (s. unten).

Die Pyramiden werden auch bei *Macropus* nur in geringem Maasse und relativ spät in die Querfaserung der Brücke einbezogen. Sie bleiben im Wesentlichen dorsal von ihr liegen. Die Umbildung des Pyramidenareals zum Fussareal erfolgt dadurch, dass fortgesetzt kleine Bündel aus der Brückenformation dorsalwärts in das Pyramidenareal eintreten, woselbst sie zunächst noch eine Strecke quer verlaufen und dann in die Längsrichtung umbiegen.

Zwischen die beiden Pyramiden drängt sich von Anfang an ein breiter dorsaler medianer Fortsatz des Brückengraus. In diesen münden zahlreiche Fibrae perforantes. Namentlich ist ein etwas stärkeres, oben bei *Perameles* bereits erwähntes Bündel bemerkenswerth, welches aus der Haube ventromedialwärts zwischen der medialen Schleife und der Pyramide absteigt[4]) und so zu dem dorsalen medianen Zapfen des Brückengraus gelangt. In diesem Zapfen sammeln sich weiterhin auch zerstreute quergeschnittene Fasern, welche sehr wohl dem im Uebrigen fehlenden aufsteigenden Bogenbündel entsprechen könnten. In allen anderen Beziehungen bestehen keine Differenzen zwischen *Macropus* und *Perameles*.

1) Objecttr. V enthält 21, VI, VII und VIII je 20 Schnitte.

2) Ich halte solche Gräcolatinismen für zulässig, wenn sie durch Präcedenzfälle schon legitimirt sind, vergl. Fossa parolivaris, Hyperextension u. s. f.

3) Im Allgemeinen wurde jeder 2. Schnitt aufgehoben. Schnittdicke 35—40 μ.

4) Es ist dabei von einem schmalen Streifen grauer Substanz begleitet, welcher die dorsale Grenze des Fussareals schon hier sehr scharf markirt.

Zu einer eingehenden Schilderung der Brücke von *Phascolarctus* reicht meine Serie nicht aus.

Die ganz eigenartigen Verhältnisse der Brücke der Monotremen sind früher und im ersten Theil dieser Monographie so ausführlich von mir behandelt worden, dass ich hier nicht noch einmal auf sie zurückkommen muss.

Bei dem **Igel**, den ich unter den Insectivoren wieder vorzugsweise zum Vergleich heranziehen will, zeigt die Brücke in vielen Beziehungen eine andere Organisation als bei den Aplacentaliern. Andrerseits bestehen auch vielfach auffällige Uebereinstimmungen. Der dorsomediane Zapfen des Brückengraus ist ebenfalls sehr stark entwickelt und verschmilzt ganz mit dem Säulenkern der Raphe. Die Pyramidenbahn wird von Anfang an wie bei den höheren Säugern von den Querfasern und vom Grau der Brücke durchsetzt. Sie liegt nicht oberhalb, sondern innerhalb der Brückenformation[1]). Der Nucleus laciniatus ist schwach entwickelt. Ein Stratum profundum ist auch bei dem Igel nicht abzugrenzen. Die „Fibrae perforantes", der Fasciculus verticalis und speciell auch das zwischen medialer Schleife und Pyramidenbahn verlaufende Zuzugsbündel sind im Ganzen dürftiger entwickelt als bei den Marsupialiern. Das „aufsteigende Bogenbündel" der Brücke scheint ganz zu fehlen.

13. Lemniscus lateralis und Nucleus lemnisci lateralis.

Sobald die obere Olive verschwunden ist, formirt sich bei ***Perameles*** das Feld der lateralen Schleife medial von dem MONAKOW'schen Bündel und von der Fossa paratrigemina medialis in folgender Weise. Am ventralsten liegt ein geschlossenes halbmondförmiges Areal, welches in seinem dorsalwärts offenen Hilus noch etwas graue Substanz neben quergetroffenen Faserbündeln einschliesst. Dieses Grau will ich, weil es ein Ueberbleibsel der oberen Olive darstellt, als „Restgrau" bezeichnen. Dorsal von dem lateralen Ende des Halbmonds liegt ein rautenförmiges Bündelfeld, welches wohl mit Sicherheit ebenfalls aus dem Corpus trapezoides hervorgegangen ist. Ich unterscheide also das Halbmondfeld, das Restgrau (mit eingeschlossenen Faserbündeln) und das Rautenfeld. Das Halbmondfeld liegt auf eine kurze Strecke zwischen dem distalen Rand des Pons und dem proximalen Rand der oberflächlichen Trapezfaserung frei auf der Basalfläche zu Tage (z. B. V, 19). Weiterhin setzt sich nun diese gesammte Fasermasse der lateralen Schleife — Halbmondfeld, Bündel des Restgraus und Rautenfeld — in der bekannten Weise dorsolateralwärts in Bewegung. Das MONAKOW'sche Bündel wird dabei durchbrochen (vergl. oben p. 891). Das Restgrau wandert dabei gewissermaassen mit und verdichtet sich schliesslich am lateralen Rand des Schnittes inmitten der aufsteigenden Fasern der lateralen Schleife zum Kern der lateralen Schleife. Derselbe hat der Configuration der letzteren entsprechend längliche Form und eine ansehnliche Breite (bis über $^1/_2$ mm). Es wird daher auch der seitliche Contour deutlich vorgewölbt [Eminentia nuclei lemnisci lateralis[2])]. Der Durchmesser der Zellen beträgt bis zu 28 μ. Aus dem Kern der lateralen Schleife ziehen die vielfach beschriebenen[3]) Transversalfasern medialwärts zum Höhlengrau (vergl. 2. Monographie, p. 702). Sie durchbrechen dabei den Bindearm und die Aquäductwurzel des Trigeminus. Von dem Bindearm ist die laterale Schleife durch graue Substanz getrennt, welche ich als „mitgenommene Einbettungsmasse" des ersteren (vergl. oben unter Kleinhirnkernen) auffasse. Die Unterscheidung mehrerer Kerne der lateralen Schleife lässt sich bei *Perameles* ohne Zwang nicht durchführen. Die sogenannte Hirnklappenschleife ist

1) Vergl. hierzu auch HATSCHEK, Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., Bd. XI, p. 148ff.

2) Sie ist wohl mit der Eminentia mesencephali lateralis posterior von RETZIUS identisch (Biol. Untersuchungen, N. F. Bd. VIII, 1898, p. 71 u. Taf. XVII, Fig. 12, Seitenfläche des Mittelhirns von *Macropus rufus*).

3) Vergl. z. B. KÖLLIKER, Gewebelehre, Fig. 562 u. p. 394. KÖLLIKER nimmt jedoch irrthümlich an, dass diese Fasern zu Bogenfasern werden.

sehr dürftig entwickelt. **Fig. 42** (Objecttr. VIII, Schnitt 12) zeigt die laterale Schleife (*Ll*) im Begriff zum hinteren Vierhügel (*Cqp*) aufzusteigen. Der Kern der lateralen Schleife (*Nll* und *Nll'*) hat sich bereits in ein Netzwerk aufgelöst. Die Eminentia nuclei lemnisci lateralis hat sich fast ausgeglichen. Der Uebergang in das Hintervierhügelganglion erfolgt dann ganz in der gewöhnlichen Weise.

Bei ***Macropus*** kann man ebenfalls das Restgrau, das Halbmondfeld und das Rautenfeld unterscheiden. Das Rautenfeld hängt allerdings viel enger als bei *Perameles* mit dem Halbmondfeld an dessen lateralem Ende zusammen. Lateral grenzt das Rautenfeld an das Monakow'sche Bündel, das Halbmondfeld an den Nucleus laciniatus. Durch den letzteren wird das Halbmondfeld auch von der austretenden motorischen Trigeminuswurzel getrennt. Medialwärts schiebt sich zwischen das Halbmondfeld und das Areal der Pyramidenbahn ein Zapfen des Brückengraus, den ich als dorsolateralen Zapfen bezeichnen will. In diesen Zapfen treten von der dorsomedialen Seite her Fasern ein, welche weiterhin sich dem Brückenarm zuzugesellen scheinen. Die Wanderung der lateralen Schleife in dorsaler Richtung vollzieht sich hierauf ganz wie bei *Perameles*. Der lang und schmal ausgezogene Rest des Nucleus laciniatus liegt durchaus lateral von der aufsteigenden lateralen Schleife, d. h. also zwischen ihr und dem Brückenarm. Ganz unabhängig von dem Nucleus laciniatus entwickelt sich **innerhalb** der lateralen Schleife aus dem mit ihr dorsalwärts wandernden Restgrau der Nucleus lemnisci lateralis. Dieser zerfällt deutlicher als bei *Perameles* in einen dorsalen und einen ventralen Subnucleus. Wenn man übrigens bei *Macropus* sich an diese Theilung gewöhnt hat, so gelingt es doch auch ohne Schwierigkeit, sie auch bei *Perameles* wiederzufinden. Der ventrale Subnucleus ist als die eigentliche Fortsetzung des Restgraus zu betrachten, während der dorsale Subnucleus mehr als ein selbständiges Gebilde imponirt.



Fig. 42. Querschnitt durch den Hirnstamm von *Perameles* (Objecttr. VIII, Schn. 12). Pal'sche Färbung. Vergrösserung fast 10:1. *Bc* ventralste Bindearmbündel, sich zur Kreuzung anschickend. *Cqp* Corpus quadrigeminum posterius. *Ll* laterale Schleife. *Ll'* Nachzügler der lateralen Schleife. *Nll* und *Nll'* Nucleus lemnisci lateralis. *Pp* Pes pedunculi. *Sch* Schütz'sches Bündel. *Vi* Vermis inferior. *y* Bogenfasern aus den dorsalen Haubenabschnitten, die zum Pedunculus corporis mamillaris ziehen.

Aeusserst interessant sind dichte Bündel, welche aus dem Areal der medialen Schleife und vielleicht auch aus dem Fuss sich lateralwärts abzweigen und der lateralen Schleife nachziehen. Sie durchbrechen zum Theil den dorsolateralen Brückenzapfen. Vielleicht sind sie mit den auf Fig. 42 bei *Perameles* als *Ll'* bezeichneten Fasern identisch.

Im Gegensatz zu *Perameles* zeigt *Macropus* eine sehr stark entwickelte Hirnklappenschleife. Die Querfasern zum Höhlengrau sind vorhanden, aber nicht besonders zahlreich. Der Uebergang der lateralen Schleife in das Hintervierhügelganglion bietet nichts Besonderes.

Die Verhältnisse bei den Monotremen bieten viele Analogien zu dieser Darstellung. Insbesondere erinnere ich daran, dass auch bei *Echidna* (p. 811) die mediale Schleife ein Succursbündel zur lateralen Schleife schickt.

Bei dem **Igel** zerfällt die laterale Schleife ebenfalls sehr deutlich in Restgrau und Halbmondfeld: das Rautenfeld ist nicht so scharf abgesetzt. Die Zellen im Restgrau sind von ansehnlicher Grösse (bis über

25 μ im grössten Durchmesser). Die Hirnklappenschleife ist sehr stark entwickelt. Auffällig zahlreiche Fasern ziehen aus dem Areal der lateralen Schleife in zerstreuten Bündeln durch das Areal des Bindearms und zum Theil sogar medial von ihm dorsalwärts. Im Ganzen erfolgt der Aufstieg der lateralen Schleife zum hinteren Vierhügel schon in etwas spinaleren Ebenen als bei den Marsupialiern. Sehr reichlichen nachträglichen Zuzug empfängt die laterale Schleife von der medialen Schleife und namentlich von dem Fuss und dem lateralen Brückengrau. Der Kern der lateralen Schleife ist bei dem Igel ein äusserst mächtiges Gebilde, welches streckenweise die ganze Seitenwand des Mittelhirns bis zur Hintervierhügelkuppe einnimmt. Die Querbündel zum Höhlengrau sind sehr gut entwickelt. Eine Theilung des lateralen Schleifenkerns in zwei Unterabtheilungen ist nur andeutungsweise vorhanden. Bemerkt sei endlich noch, dass sowohl bei den Marsupialiern wie bei den Insectivoren die oberflächliche Schicht der lateralen Schleife weniger intensiv sich färbende, feinere und wohl auch spärlichere Fasern zu enthalten scheint. Ausserdem fehlt in dieser oberflächlichen Schicht die bündelweise Gruppirung.

14. Lemniscus medialis. Pedunculus corporis mamillaris[1]).

Der Lemniscus medialis von ***Perameles*** bildet sich fast genau so wie bei den Monotremen einerseits und den placentalen Säugern andrerseits. Er ist in der Thierreihe ein äusserst stabiles Gebilde. Die Schleifenkreuzung in der Oblongata ist bei *Perameles* sehr faserarm. Es scheint mir daher sicher, dass die mediale Schleife (Olivenzwischenschicht) wenigstens zum Theil sich aus solchen Fibrae arcuatae aufbaut, welche einen grösseren Bogen beschreiben als die Fasern der Schleifenkreuzung s. str. Bei dem geringen Abstand der Oliven von der Raphe liegen übrigens die Fasern der medialen Schleife zu einem grossen Theil nicht zwischen den beiden Oliven, sondern jederseits ventral bezw. ventromedial von den Oliven. Lateralwärts reicht das Areal der medialen Schleife nicht bis zu der Hypoglossuswurzel. Von der ventral gelegenen Pyramide hebt es sich bei der Pal'schen Methode durch schwärzere Färbung ab. Anfangs liegt es rein dorsal von den Trapezfasern, später wird es von den letzteren vielfach durchbrochen (s. oben). Die Lageverhältnisse in der Brücke sind oben bereits ausführlich besprochen worden. Das Spitzka'sche Bündel (Bündel von der Schleife zum Fuss) vermochte ich nicht sicher nachzuweisen. Freilich kann ich nicht ganz ausschliessen, dass unter den oben erwähnten Fibrae perforantes auch einige Fasern enthalten sein könnten, die nicht aus den dorsalen Haubenabschnitten, sondern aus der medialen Schleife stammen und weiterhin den Verlauf des Spitzka'schen Bündels nehmen. Ebensowenig konnte ich mich von der Existenz einer Fussschleife im Sinne Flechsig's (laterale pontine Bündel von Schlesinger) überzeugen. Auch die Unterscheidung heller und dunkler Fasern im Schleifenareal, wie sie bei vielen Thieren ohne Schwierigkeit gelingt, lässt sich bei *Perameles* nicht mit Sicherheit durchführen. Die Form des Schleifenareals ändert sich in der Brücke wesentlich; während in der Oblongata die Dreiecksform überwog und am distalen Brückenrand eine rundliche Form sich herausbildete, streckt sich gegen den proximalen Brückenrand das Areal mehr und mehr transversal in die Länge. Es reicht hier von dem Querschnitt des aufsteigenden Bogenbündels bis fast zu dem Halbmondfeld der lateralen Schleife. Von den ventralsten Bündeln der unten zu schildernden Hatschek'schen Haubenkreuzung wird es zum Theil durchsetzt; weiterhin wendet es sich mehr und mehr, ohne seine längliche Gestalt zu verlieren, lateral. Unmittelbar vor dem vorderen Ponsrand bildet es einen schmalen Streifen, der nur medialwärts sich etwas verdickt und von dem Fussfeld nur durch eine schmale graue Naht getrennt ist. Alsbald schiebt sich dann in dieser Naht die Substantia nigra

---

1) Der letztere wird lediglich aus topographischen Gründen zusammen mit der medialen Schleife besprochen.

zwischen Fuss und mediale Schleife. Den weiteren Verlauf schildere ich nur für *Macropus*, da meine *Perameles*-Serie hier eine Lücke aufweist.

Bei ***Macropus*** zeigt die mediale Schleife zunächst fast genau dasselbe Verhalten. Nur ist die Schleifenkreuzung der Oblongata etwas mächtiger. Oberhalb des Niveaus der unteren Olive liegt die mediale Schleife neben dem Säulenkern der Raphe in Gestalt eines Halbkreises, der in der Tiefe der Fissura mediana anterior eben noch an die Oberfläche reicht, allerdings von einer dünnen Schicht von Fibrae arcuatae externae bedeckt, die in den Säulenkern der Raphe aufsteigen. Seitlich reicht sie auch bei *Macropus* weder bis zur Hypoglossuswurzel, noch bis zur Abducenswurzel. In den distalsten Ebenen der Brücke wird sie von einem lockeren Netzwerk grauer Substanz durchsetzt, welches sich an ihrer dorsalen Grenze zu einer compacteren grauen Schicht (Nucleus lemnisci medialis) verdichtet und an ihrer ventralen Grenze mit dem dorsomedianen Zapfen des Brückengraus zusammenhängt. Gegen den vorderen Brückenrand hin drängt sich die dichte und breite graue Masse, aus welcher hier die Raphe in den dorsalen Abschnitten der Haube besteht, zwischen die rechtsseitige und linksseitige mediale Schleife, während ventral das Ganglion interpedunculare sich zwischen sie einschiebt. Dabei wird auch der dorsomediane Brückenzapfen in zwei paarige Zapfen, einen rechtsseitigen und einen linksseitigen, gespalten. Ueber die Existenz der Fussschleife und des SPITZKA'schen Bündels vermag ich auch bei *Macropus* keine bestimmte Auskunft zu geben. Unmittelbar vor dem vorderen Ponsrand (Objecttr. LV) gestaltet sich die Topographie der medialen Schleife folgendermaassen. In der Medianebene liegt das Ganglion interpedunculare. Jederseits wird es durch eine Furche, den Sulcus interpeduncularis medialis begrenzt. Lateralwärts von dieser Furche reicht innerhalb eines schmalen Streifens der Lemniscus medialis bis zur Oberfläche. Dann folgt wiederum eine Furche, die ich als Sulcus interpeduncularis lateralis bezeichne. Ventrolateralwärts von dieser Furche liegt der Fuss des Hirnschenkels. Das Ganglion interpedunculare stösst in dieser Gegend nur in seinem ventralen Theil lateralwärts an die mediale Schleife, in seinem zugespitzten dorsalen Theil stösst es lateralwärts an ein dreieckiges Feld, welches sich zwischen ihm und der medialen Schleife eingekeilt hat. Dies dreieckige Feld, welches von spärlichen feinen quergeschnittenen Faserbündeln durchsetzt wird und später an die Oberfläche tritt, ist das Pedamentum laterale. Mit seiner Spitze reicht es schon hier bis zum Sulcus interpeduncularis medialis. Dorsalwärts lagert sich oberhalb des Ganglion interpedunculare, des Pedamentum laterale und der medialen Schleife bereits die Bindearmkreuzung. Die Bündel der medialen Schleife liegen in dem Winkel zwischen Pedamentum laterale und Fuss sehr dicht gedrängt. An dies etwa runde Feld dichtgedrängter Hauptbündel schliesst sich ein dorsolateralwärts aufsteigender Schweif mehr und mehr locker gestellter Bündel. HATSCHEK [1]) hat wohl mit Recht den Grad der Entwickelung des lateralen oder Schweiftheils der medialen Schleife in Beziehung zu der Functionsentwickelung der Vorderextremitäten, den Grad der Entwickelung des medialen Hauptheils in Beziehung zur Functionsentwickelung der Hinterextremitäten gebracht und dabei bereits auf *Perameles* und Känguruh exemplificirt. Von dem Fuss ist die mediale Schleife sowohl in ihrem Hauptheil wie in ihrem Schweiftheil durch einen Streifen grauer Substanz getrennt, welcher hier vorerst nur als eine graue „Naht" imponirt, sich aber bald in die Substantia nigra verwandelt. In diesem grauen Nahtstreifen nun liegen zahlreiche kurze, schief getroffene Faserbündelchen; die ersten tauchen bereits auf Objecttr. LIV im lateralsten Theil des Nahtstreifens auf. Ihr Verlauf ist entsprechend der Richtung des letzteren ventromedialwärts gewandt. Auf den folgenden Schnitten nimmt ihre Zahl rasch zu; zugleich wandern sie immer mehr ventromedialwärts auf den Sulcus interpeduncularis lateralis zu. Auf Objecttr. LVIII sind diese „Intermediärbündel" aus dem lateralen Theil der Substantia nigra bereits vollständig verschwunden. Auf Objecttr. LX haben sie die Oberfläche im Bereich des übrigens jetzt sehr abgeflachten Sulcus interpeduncularis lateralis erreicht. Die

1) Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., Bd. XI, 1904, p. 145.

mediale Schleife wird jetzt ganz von der Oberfläche abgedrängt, und zwar einerseits durch das Pedamentum laterale und andererseits durch das soeben geschilderte Intermediärbündel. Letzteres und das Pedamentum laterale stossen also im Bereich des Sulcus interpeduncularis lateralis zusammen. Weiterhin concentriren sich die Fasern des Intermediärbündels mehr und mehr in einem etwa dreieckigen Feld quergeschnittener Fasern, welches zwischen Fuss (ventral) und medialer Schleife (dorsal) im medialsten Abschnitt der Substantia nigra liegt. Auf Objecttr. LXV erfolgt dann der Austritt des Nervus oculomotorius, und zwar durchbrechen seine medialen Wurzelbündel das Pedamentum laterale, während die lateralen Wurzelbündel die mediale Schleife und das Intermediärbündel durchbrechen. Damit ist für das letztere eine so charakteristische Lage gegeben, dass seine Identification keinem Zweifel mehr unterliegt: das Intermediärbündel, wie ich es eben provisorisch genannt habe, ist offenbar mit dem Pedunculus corporis mamillaris identisch. Auch ist die Herkunft von Fasern des Pedunculus corporis mamillaris aus der Substantia nigra in keiner Weise auffällig. GANSER [1]) hat bei Hund, Kaninchen und Maulwurf bereits ein ähnliches Verhalten beschrieben. Auch KÖLLIKER beschreibt diesen Ursprung [2]). Dabei bleibt freilich offen, ob der Pedunculus corporis mamillaris in der Substantia nigra entspringt, oder ob er dieselbe nur passirt und somit jenseits derselben im lateralen Haubengebiet noch weiter verfolgt werden kann. Meine *Macropus*-Serie giebt über diese Frage leider keine Auskunft. Die bezüglichen Bündel lassen sich bis in das dorsal vom lateralen Pol des Hirnschenkelfusses gelegene Gebiet verfolgen, entziehen sich dann aber jeder weiteren Verfolgung. Einzelne durchsetzen den dorsalsten Abschnitt des Fusses, aber auch diese scheinen nicht in den Fuss überzugehen, sondern nach kurzem Verlauf aus seinem Areal wieder dorsalwärts auszutreten. KÖLLIKER beschreibt bei dem Kaninchen auch Bündel des Pedunculus corp. mamillaris, welche medial vom Lemniscus medialis und durch den Lemniscus medialis hindurch dorsalwärts ziehen und in dem Ganglion tegmenti dorsale und dem benachbarten Grau enden sollen. Nach BECHTEREW [3]) enden die meisten Bündel in seinem Nucleus centralis superior medialis. Von der Existenz solcher Bündel habe ich mich bei *Macropus* nicht überzeugen können. HATSCHEK [4]) hat allerdings für *Perameles* behauptet, dass der Pedunculus mamillaris die medialen Theile der medialen Schleife durchsetzt und dorsalwärts verläuft. Er lässt ihn dann aber nicht im Ganglion tegmenti dorsale, sondern in einem ventral vom hinteren Längsbündel gelegenen Kern endigen, welchen er als Ganglion tegmenti profundum deutet. Ich habe im Hinblick auf diese Angaben HATSCHEK's meine *Perameles*-Serie nochmals durchmustert und kann trotz der Lücken derselben bestätigen, dass bei diesem Marsupialier der Pedunculus corporis mamillaris sich vorzugsweise aus Bündeln bildet, welche aus der dorsalen Haubengegend durch die mediale Schleife hindurch ventralwärts ziehen. Der Zuzug aus der Substantia nigra fehlt nicht ganz, ist aber relativ unbedeutend. *Phascolarctus* verhält sich nach HATSCHEK ähnlich wie *Perameles*. Um so interessanter ist bei dieser Sachlage das abweichende Verhalten von *Macropus*, bei dem ich immer wieder vergeblich nach dorsoventral zuziehenden Faserbündeln des Pedunculus corp. mamillaris gesucht habe [5]). Jedenfalls ist deren Zahl bei *Macropus* gegenüber dem Zuzug aus der Substantia nigra verschwindend klein. Man könnte auch hier eventuell die überwiegende Entwickelung der Hinterbeine bei *Macropus* gegenüber *Perameles* zur Erklärung heranziehen.

Weiterhin ändert sich das Lageverhältniss insofern, als ein grosser Theil der medialen Schleife allmählich in ziemlich steil dorsolateraler Richtung abzieht. Es ist dies die Vordervierhügelschleife, deren

1) Morph. Jahrb., Bd. VII, 1882, p. 696 ff.
2) Gewebelehre, p. 504.
3) Leitungsbahnen, p. 286. Mit dem daselbst genannten Nucleus medialis ist wohl der Nucleus centralis superior medialis (vergl. p. 343) gemeint.
4) Arb. a. d. OBERSTEINER'schen Institut, 1903, Heft 10, p. 81.
5) Wohl erfolgt ein solcher Zuzug zum Pedamentum laterale.

Verhalten keinerlei erwähnenswerthe Besonderheit zeigt. Der Rest der medialen Schleife, die sogenannte Sehhügelschleife, verbleibt in der ursprünglichen Lage. Auf **Fig. 43** ist die Sehhügelschleife als dunkler Fleck unmittelbar ventrolateral von dem Fasciculus retroflexus (*FM*) deutlich zu sehen. Der Pedunculus corporis mamillaris — gleichfalls unbezeichnet — liegt ventral von ihr an der basalen Oberfläche. Die definitive Verfolgung der Sehhügelschleife in das Thalamusgebiet stösst auf die grössten Schwierigkeiten. Sicher ist wohl, dass sie zum Theil schon in den ventralen Sehhügelkernen endigt, dass ein Theil der Fasern aber auch in dorsalere und namentlich auch in frontalere Gebiete gelangt. Ich hoffe auf diese Frage an anderer Stelle zurückzukommen.

Zum Vergleich mit diesen Verhältnissen der Marsupialier eignet sich von den beiden Monotremen *Echidna* am besten. Das Verhalten der Schleife ist hier ein ganz ähnliches wie bei *Macropus rufus*. Bezüglich des Pedunculus corporis mamillaris zeigt *Echidna* verwickeltere Verhältnisse. Nachdem sich bei *Macropus* ein so ungemein deutlicher Befund ergeben hatte, habe ich selbstverständlich meine *Echidna*-Serie nochmals auf das genaueste mit Bezug auf die Herkunft der Fasern des Pedunculus corporis mamillaris durchgesehen. Von einem erheblichen Faserzuzug aus der Substantia nigra habe ich mich nicht überzeugen können, während ein Faserzuzug aus den dorsomedialen Haubenabschnitten wohl ganz unzweifelhaft ist. Es scheint also auch in dieser Beziehung *Echidna Perameles* näher zu stehen als den Macropodiden.

Bei dem **Igel** nimmt die mediale Schleife fast genau denselben Verlauf wie bei den Marsupialiern. Sie ist von auffällig starken Massen grauer Substanz durchsetzt. Ein Zuzug von Fasern aus der Brücke zur medialen Schleife ist mir nach manchen Bildern sehr wahrscheinlich. In Folge der colossalen Entwickelung des Säulenkerns der Raphe ist die rechtsseitige mediale Schleife sehr weit von der linksseitigen getrennt. Vor dem vorderen Brückenrand zieht sich die Schleife, ähnlich wie bei *Perameles*, in ein langes queres Band aus, das sich medialwärts etwas verbreitert. Zugleich sammelt sich an der bekannten Stelle der Querschnitt des Pedunculus corporis mamillaris. Ein grosser Theil der Fasern des letzteren stammt aus feinen Bündeln der Substantia nigra, wenn auch die Bilder keineswegs so überzeugend sind wie bei *Macropus*. Für einen erheblichen Faserzuzug aus den dorsomedialen Haubenabschnitten sprechen meine Präparate nicht. Der Oculomotoriusaustritt vollzieht sich ganz in derselben Weise wie bei *Macropus*. Auch in diesen Ebenen fällt das reichliche Maschenwerk grauer Substanz im Areal der medialen Schleife auf. Der weitere Verlauf der Sehhügelschleife und der Vordervierhügelschleife ist in seinen Einzelheiten ebenso dunkel wie bei den Aplacentaliern.

Fig. 43. Querschnitt durch das Gehirn von *Macropus* im Niveau der Commissura posterior. Objecttr. LXXX, Schn. 2. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3:1. Bezüglich der Erklärung ist namentlich auch p. 915 zu vergleichen. *A* Alveus. *C* Conarium. *D'* lateraler Theil des Fussfeldes (vergl. p. 914). *FM* Fasciculus retroflexus. *Fd* Fascia dentata. *Hva* Hintervierhügelarm (siehe jedoch auch Text p. 917). *M*[1] längsgeschnittene Nervenfaserbündel, welche in enormer Mächtigkeit im Wesentlichen intracortical (!) aus dem Rhinencephalon zur Palliumrinde hinaufziehen. *M*[2] grösstentheils quergeschnittene Fasern des Hemisphärenmarklagers, die oralwärts in den Stabkranz des Sehhügels, den Fuss und die grossen Commissuren übergehen. *rhp* Auftreibung des Ventrikelbodens entsprechend der F. rhinalis lateralis posterior, die hier an der Basis tiefer einschneidet (auf der Figur kaum sichtbar). *ScA* Subiculum cornu Ammonis. *Sch* siehe Text p. 915. *Sn* Substantia nigra. *Vt* Ventriculus tertius. *u* siehe Text p. 916. *v* Rinde unterhalb der Furche *v* (1. Monogr., p. 56). *v'* Nebenfurche. γ Furche, siehe 1. Monogr., Fig. 44.

Bei ***Vespertilio murinus*** enthält das Areal der medialen Schleife wie bei dem Igel sehr viel graue Substanz. Der Pedunculus corporis mamillaris bezieht seine Fasern fast ausschliesslich aus der Substantia nigra. Er ist übrigens auffällig faserarm.

15. Nucleus ruber.

Der rothe Kern tritt bei ***Perameles*** — wie übrigens bei vielen Säugern — schon in Ebenen auf, in welchen die Kreuzung des Bindearms noch nicht begonnen hat, d. h. spinal von dem Beginn dieser Kreuzung. Bezüglich seiner weiteren Gestaltung lege ich die ***Macropus***-Serie zu Grunde, da die *Perameles*-Serie Lücken enthält. Der rothe Kern liegt hier mit seiner Hauptmasse, d. h. dem Nucleus magnicellularis[1]) lateral von den austretenden Wurzelbündeln des Oculomotorius. Nur einzelne Bündel durchbrechen seinen medialsten Theil. Seine Zellen zeigen eine sehr ansehnliche Grösse. Ihr grösster Durchmesser misst bis zu 70 μ und mehr. Neben rundlichen Elementen finden sich auch viele dreieckige. Der Aufbau des Kerns im Ganzen ist deutlich reticulirt. Der Nucleus parvicellularis ist sehr schwach entwickelt[2]). Vor allem ist er auch gegen das Netzwerk der Haube nur so unbestimmt abgegrenzt, dass man gegen seine Zurechnung zum Nucleus ruber triftige Bedenken erheben könnte.

Die **Monotremen** zeigen jedenfalls im Vergleich zu den bis jetzt untersuchten Marsupialiern einen viel zerstreuteren und auch schwächeren rothen Kern. Bei *Echidna* (p. 824) ist er auf vielen Schnitten von den vereinzelten grossen Zellen des Haubennetzwerkes oft gar nicht abzugrenzen. Dazu kommt bei *Ornithorhynchus* der Zusammenhang mit dem Nucleus centralis superior bezw. dem Säulenkern der Raphe. Ich verweise in dieser Beziehung nochmals auf Fig. 13 der KÖLLIKER'schen Monographie. Das von KÖLLIKER hier als Nucleus ruber bezeichnete Gebilde liegt dem Säulenkern der Raphe so dicht an und überhaupt so weit medial, dass ich gegen die KÖLLIKER'sche Deutung ernste Bedenken habe. Es handelt sich nach meiner Auffassung wenigstens zum Theil einfach um den hier stark verbreiterten Säulenkern der Raphe. Vergl. diese Monographie, p. 824.

Der **Igel** zeigt, wie schon HATSCHEK hervorhebt, nur einen dürftigen Nucleus parvicellularis, während der Nucleus magnicellularis gut entwickelt ist. Der grosszellige Hauptkern liegt lateral von den Oculomotoriuswurzelbündeln und ist recht gut abgegrenzt. Die Zellen messen im grössten Durchmesser 30—40 μ.

Bei ***Vespertilio murinus*** fällt mir auf, dass Zellen, die durchaus mit denjenigen des rothen Kerns übereinstimmen, sich ziemlich dichtgedrängt bis in die dorsalsten Abschnitte der Haube finden. Die Lagebeziehung zum Oculomotorius ist etwa dieselbe wie bei dem Igel.

16. Die Haubenkreuzungen im distalen Hirnschenkelgebiet.

Durchmustert man die *Perameles*-Serie in frontalwärts vorschreitender Richtung, so findet man folgende Haubenkreuzungen. Im proximalen Theil der Brückenregion sieht man, wenn die Kreuzungen der Trapezfasern sich erschöpft haben, in der Haube nur die bekannten spärlichen, nirgends dichter zusammengeschlossenen Kreuzungen sehr flach verlaufender Bogenfasern. Erst in den allerproximalsten Ebenen der Brücke tritt noch, bevor der Bindearm seine Kreuzung begonnen hat, unmittelbar dorsal von der medialen

1) Vergl. über diese Eintheilung des Nucleus ruber HATSCHEK, Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., Festschr. f. OBERSTEINER, 1907.

2) HATSCHEK (l. c. p. 11), dessen Arbeit mir erst jetzt zugegangen ist, äussert sich ähnlich. Nur soll nach ihm bei *Perameles* der kleinzellige Kern relativ etwas besser entwickelt sein; bei *Phalangista* soll der grosszellige Kern schärfer umschrieben sein als bei den übrigen Beutlern.

Schleife, zum Theil sogar noch innerhalb ihres Areals, eine ziemlich geschlossene Faserkreuzung auf, welche bereits p. 906 oben erwähnt und als HATSCHEK'sche Haubenkreuzung bezeichnet wurde. Man könnte auch an die FOREL'sche ventrale Haubenkreuzung [1]) denken, doch ist gegen diese Deutung einzuwenden, dass diese FOREL'sche Haubenkreuzung im Allgemeinen bei den übrigen Säugern erst frontal von dem vorderen Ponsrand zu finden ist. In der Literatur herscht in dieser Beziehung noch eine grosse Unklarheit. Nur HATSCHEK [2]) hat die in Rede stehende Kreuzung in ihrer Besonderheit richtig erkannt und die Schwierigkeit ihrer Deutung hervorgehoben. Er bildet sie für *Phoca vitulina* und *Pteropus edulis* ab und bezeichnet sie als „ventrale Haubencommissur". Die Identification mit dem MONAKOW'schen Bündel (Tractus rubrospinalis) und sonach mit der FOREL'schen ventralen Haubenkreuzung wird abgelehnt, weil die in Rede stehende Kreuzung zu mächtig sein und zu weit spinal liegen soll. HATSCHEK zieht dann noch eine Reihe anderer Deutungen in Erwägung, findet aber keine zutreffend und lässt daher schliesslich die Bedeutung der Kreuzung offen. Ich halte die Bedenken HATSCHEK's gegen die Identification mit dem MONAKOW'schen Bündel nicht für ganz begründet, will aber gern zugeben, dass die Frage noch weiterer Prüfung bedarf. Namentlich möchte ich auch den Gedanken an eine Trigeminusbahn 2. Ordnung noch nicht ganz ablehnen [3]). Da die Bezeichnung „ventrale Haubencommissur" sicher viel zu vieldeutig ist, schlage ich die Bezeichnung „HATSCHEK'sche Kreuzung" vor.

Die ***Macropus***-Serie, die ich der weiteren Besprechung zu Grunde lege, zeigt die in Rede stehende Kreuzung sogar in noch etwas spinaleren Ebenen; ich finde sie auf Objecttr. XLIV schon recht deutlich ausgesprochen. Dazu kommt nun auf Objecttr. XLVI als zweite Haubenkreuzung unserer Zählung die Bindearmkreuzung, welche sich zunächst unmittelbar ventral vom hinteren Längsbündel, also sehr weit dorsal vollzieht. Es hängt dies damit zusammen, dass bei *Macropus* zuerst die dorsalsten Bündel des Bindearms zur Kreuzung gelangen [4]), insbesondere ein sehr mächtiges, ganz dorsal gelegenes Bündel, welches sich auf eine weite Strecke isolirt verfolgen lässt. In dem Raum zwischen der Bindearmkreuzung und der HATSCHEK'schen Kreuzung findet man nur ziemlich spärliche, fast geradwinklig verlaufende Kreuzungsbündel. Ausserdem liegt in diesem Zwischenraum in kleinem Abstand von der Raphe das sehr wohl ausgeprägte Ganglion tegmenti profundum. Sein erstes Auftreten geht bis auf Objecttr. XLI zurück. Es hat fast kreisrunde Gestalt und misst im Durchmesser ca. 950 μ. Die einzelne Zelle hat einen längsten Durchmesser von ca. 35 μ. Das Ganglion ist jedoch von einem Kreis kleinerer Zellen umgeben. Auf Objecttr. XLVIII finden sich nur noch spärliche Reste des Ganglion profundum, während die beiden Kreuzungen noch sehr mächtig sind. Auf Objecttr. L erscheint bereits die dorsalste Kuppe des Ganglion interpedunculare. Zugleich nimmt die Faserzahl der HATSCHEK'schen Kreuzung ab. Die Bindearmkreuzung ist noch auf der Höhe ihrer Entwickelung. Nicht zu ihr rechne ich Fasern, welche dorsal von der Bindearmkreuzung und ventral vom hinteren Längsbündel zur Medianebene gelangen und sich hier entweder sofort kreuzen oder in steilem Bogen zwischen den beiden Längsbündeln zum Höhlengrau hinaufziehen. Lateralwärts lassen sie sich grösstentheils in geschlängeltem Verlauf zwischen die Bündelquerschnitte verfolgen, welche sich lateral an das hintere Längsbündel anschliessen. Ausserdem ist hier eine meines

1) Vergl. zur Nomenclatur diese Monographie p. 825. Ich glaube auch nicht, dass FOREL selbst bereits die nach ihm benannte Kreuzung, d. h. die FOREL'sche ventrale Haubenkreuzung scharf von der SCHNOPFHAGEN'schen unterschieden hat. Ich bezeichne als FOREL'sche Kreuzung stets nur die weiter unten beschriebene, ventral von der MEYNERT'schen gelegene Faserkreuzung. Sie liegt stets spinal von der SCHNOPFHAGEN'schen Kreuzung und oral von der oben beschriebenen HATSCHEK'schen Kreuzung.

2) Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., 1904, Bd. XI, p. 128.

3) Auf Fig. 4 von HATSCHEK (*Pteropus edulis*) handelt es sich allerdings wohl um eine ganz andere Kreuzung, nämlich die Decussatio oscilliformis (vergl. p. 912).

4) Das erste Umbiegen einzelner dorsaler Bindearmbündel in schiefe Richtung ist schon auf Objecttr. XLIII sehr ausgeprägt. Das oben erwähnte „grosse" Bündel ist jedoch noch quergetroffen.

Wissens noch nicht beschriebene Kreuzung zu erwähnen, welche zwischen dem Ganglion interpedunculare und der dorsalsten Querfaserschicht der Brücke liegt und schon auf Objecttr. IXL sehr deutlich zu sehen ist. Es handelt sich um Fasern, welche sich steil aus der Gegend der medialen Schleife oder vielleicht auch aus dorsalen Haubenabschnitten gegen die Brücke ventromedialwärts herabsenken, aber zunächst wenigstens nicht in die Brücke eintreten, sondern sich oberhalb derselben kreuzen. Ich vermuthe, dass sie dann spinalwärts in den medianen unpaaren Faserquerschnitt übergehen, welcher sich dorsal von der Brückenformation gewissermaassen als Abschluss des ventralen, innerhalb der Brückenformation gelegenen Rapheabschnittes formirt hat und seine Fasern theils aus diesem Rapheabschnitt, theils aus den Vertikalbündeln der Brückenformation bezieht. Mit dem Ganglion interpedunculare und mit der Hatschek'schen Kreuzung hat diese Kreuzung nichts zu thun. Da sie an das Bild einer an Stricken befestigten Schaukel („oscillum") erinnert, bezeichne ich sie als „Decussatio oscilliformis". Proximalwärts giebt sie übrigens auch starke Faserbündel in die vorderste Querfaserschicht der Brücke ab. Auch ein Faserzuzug aus der Substantia nigra ist wahrscheinlich. Die Homologie mit der Schicht *Ppr* bei *Echidna* (Fig. 9 und p. 814) ist zweifellos. Während aber bei *Echidna* diese Schicht sich nur als die vorderste umgefaltete Querfaserlage der Brücke darstellt, kommt bei *Macropus* noch ein Antheil hinzu, der als echte Haubenkreuzung aufzufassen ist.

Von Objecttr. LII ab kommen auch die ventralen Bindearmbündel zu ausgiebiger Kreuzung. Diese „ventrale Bindearmkreuzung" unterscheidet sich von der dorsalen erstens durch ihre anfänglich geringere Dichtigkeit und zweitens durch die Flachheit der Kreuzungswinkel.

Nachträglich bemerke ich zur Orientirung noch, dass der Trochleariskern seit Objecttr. L aufgetreten ist, und zwar dorsolateral vom hinteren Längsbündel, eingenistet inmitten der dem letzteren benachbarten kleineren Bündelquerschnitte. Zu demselben ziehen aus der Haube theils Fasern, welche sich um und durch das Hinterlängsbündel durchschlängeln, theils Fasern aus der p. 911 beschriebenen, unmittelbar unterhalb des hinteren Längsbündels gelegenen Haubenkreuzung. Es handelt sich wohl um die afferenten Pyramidenbahnfasern des Trochleariskerns.

Auf Objecttr. LIII hat sich die Hatschek'sche Kreuzung schon völlig erschöpft. Man sieht im ventralen Theil der Haube jetzt nur spärliche, fast rechtwinklige Kreuzungen, welche sich zwischen dem faserarmen Feld vollziehen, welches beiderseits dorsomedial von der medialen Schleife, dorsolateral vom Ganglion interpedunculare liegt. Dieses sehr charakteristische Feld ist, wie auch oben die Besprechung der Serie schon gelehrt hat, das Pedamentum laterale. Auf demselben Objecttr. LIII endet der Trochleariskern, und schon nach wenigen Schnitten erscheint, schon durch seine medialere Lage charakterisirt, der Oculomotoriuskern.

Auf Objecttr. LV hat sich die dorsale Bindearmkreuzung schon erschöpft, und unmittelbar darauf treten die ersten Fasern der Meynert'schen fontainenartigen Haubenkreuzung dorsal von der ventralen Bindearmkreuzung auf. Objecttr. LVII liegt bereits vor dem vorderen Ponsrand. Nunmehr nimmt auch die ventrale Bindearmkreuzung rasch an Mächtigkeit ab, während die Meynert'sche Kreuzung ihr Maximum erst auf Objecttr. LXI erreicht. Die ersten sicheren Zellen des rothen Kerns erscheinen auf Objecttr. LVIII. Auf Objecttr. LXII durchbrechen bereits die Wurzelbündel des Oculomotorius die Meynert'sche Kreuzung. Auf Objecttr. LXV hat sich auch die ventrale Bindearmkreuzung fast ganz erschöpft. Es formirt sich jetzt im Bereich der Meynert'schen Kreuzung ein medianes quergeschnittenes Faserfeld, in ganz ähnlicher Weise wie bei *Ornithorhynchus*. Dasselbe verdrängt das Grau der Raphe fast vollständig. Ventral von der Meynert'schen Kreuzung, also unmittelbar oberhalb des Ganglion interpedunculare, verlaufen auf Objecttr. LXVI ff. hier wieder mehr Kreuzungsfasern, die seitlich zum Theil das Areal der medialen Schleife durchsetzen und sich dann dorsalwärts verlieren. Nach der üblichen Auffassung sind sie als Forel'sche

ventrale Haubenkreuzung zu bezeichnen[1]). Die Auffassung, dass es sich nur um Nachzügler der ventralen Bindearmkreuzung handelt, lässt sich bei einer Verfolgung der Serie kaum halten.

Auf den folgenden Objectträgern nimmt auch die MEYNERT'sche Kreuzung an Faserzahl ab, doch hat sie sich selbst auf Objecttr. LXXI, wo bereits der Durchbruch der Commissura posterior erfolgt ist, noch nicht völlig erschöpft. Das mediane quergeschnittene Faserfeld der Raphe ist in diesem Niveau schon längst verschwunden. Erst gegen Objecttr. LXXX hin wird die Raphe fast ganz frei von Kreuzungen. Vergl. Fig. 43. Dieser Zustand erhält sich dann bis zum Auftreten der Corpora mamillaria und der SCHNOPFHAGEN'schen Kreuzung (Objecttr. XC ff.).

Vergleicht man mit den eben geschilderten Verhältnissen von *Macropus* die Haubenkreuzungen der beiden **Monotremen**, so ergeben sich noch vielfache Differenzen, doch erklären sich dieselben wohl genügend aus 1) der zerstreuten Anlage des rothen Kerns bei den Monotremen und 2) der dabei doch starken Entwickelung des Tractus rubrospinalis.

Unter den **Insectivoren** habe ich namentlich den Igel genauer bezüglich der Haubenkreuzungen untersucht. Die Uebereinstimmung mit *Macropus* ist so ausserordentlich gross, dass ich fast wörtlich mich wiederholen müsste. Ich hebe daher nur ausdrücklich hervor, dass auch bei dem Igel neben der früher beschriebenen HATSCHEK'schen Kreuzung die ventrale FOREL'sche Haubenkreuzung an der charakteristischen Stelle ventral von der MEYNERT'schen Kreuzung zu finden ist. Die Frage, ob das MONAKOW'sche Bündel, d. h. der Tractus rubrospinalis nur aus der FOREL'schen Haubenkreuzung oder nur aus der HATSCHEK'schen Kreuzung oder aus beiden hervorgeht, und wie weit überhaupt diese beiden Kreuzungen mit dem Nucleus ruber zusammenhängen, wird sich sowohl für die Insectivoren wie für die Marsupialier nur durch Degenerationsexperimente entscheiden lassen. Selbst die schon vorliegenden Degenerationsexperimente an Rodentien, Carnivoren und Affen bedürfen bezüglich dieses Punktes einer Revision, da meistens zu wenig auf die HATSCHEK'sche Kreuzung geachtet worden ist. Soviel glaube ich schon heute behaupten zu können:

1) sowohl bei *Macropus* wie bei dem Igel ziehen die Fasern der FOREL'schen Kreuzung zum Theil ventral so weit an dem rothen Kern vorbei, dass für diesen Theil der Ursprung aus dem rothen Kern sehr zweifelhaft ist;

2) die FOREL'sche Kreuzung ist zu faserarm, als dass sie bei dem Igel und namentlich bei *Macropus* die ganze Fasermasse des MONAKOW'schen Bündels bestreiten könnte; es ist daher schon deshalb daran zu denken, dass letzteres zum Theil aus der HATSCHEK'schen Kreuzung stammt.

17. Hirnschenkelfuss.

Die Formation des Hirnschenkelfusses der **Marsupialier** im Niveau des vorderen Brückenrandes ist bereits genügend geschildert worden. Ich hebe nur noch hervor, dass unverhältnissmässig zahlreiche Fasern das Fussareal transversal durchziehen (namentlich in seinem ventralen Abschnitt) und dann im lateralen Fussareal in die Längsrichtung umbiegen. Man muss sich natürlich sehr hüten, diese Fasern ohne weiteres als SPITZKA'sches Bündel aufzufassen. Es handelt sich vielmehr grösstentheils um Brückenfasern, die gewissermaassen verspätet ihren richtigen Platz im Fussareal aufsuchen. Bemerkenswerth ist auch, wie hoch das Fussareal am Seitenrand der Schnitte hinaufreicht. Der dorsalste Abschnitt *D* dieses am Seitenrand hinaufreichenden Theils des Fussareals ist gegen das übrige Fussareal streckenweise durch einen

---

1) Sie stimmen z. B. mit der Kreuzung *F* der Fig. 165 im OBERSTEINER'schen Lehrbuch (4. Aufl. p. 370) fast vollständig überein.

2) FOREL selbst (Gesamm. Abhandl., p. 72, 76, 91) drückt sich sehr vorsichtig dahin aus, dass die Fasern „wahrscheinlich, zum Theil wenigstens", aus den Zellen des rothen Kerns stammen.

dicken Balken grauer Substanz oder auch durch eine Kerbe abgesetzt. Es scheint sich hier um Fasern zu handeln, die zum Theil aus dem Corpus parabigeminum stammen. Letzteres ist bei *Macropus* sehr gut entwickelt[1]). Man kann ausser den zum Fuss bezw. zur Brücke absteigenden Fasern ganz wie bei dem Schwein[2]) auch medialwärts zur Haube und dorsalwärts zum vorderen Vierhügel ziehende Fasern unterscheiden. Der mächtige Hintervierhügelarm bleibt lateral von den letzteren liegen. Er ist gegen das Corpus parabigeminum durch eine tiefe Furche abgesetzt. Das Corpus geniculatum mediale legt sich lateral von dem Feld *D* an (Objecttr. LXI, LXII ff.). Ueberhaupt verschmilzt *D* weiterhin ohne Grenze mit dem übrigen Fussareal.

Mit der Zunahme der Substantia nigra erscheinen in der bekannten Weise zahlreiche Inseln weisser Substanz im ventralen Abschnitt derselben. Sie können als Stratum intermedium des Fusses bezeichnet werden. Zugleich häufen sich die Fasern des Fusses in seinem lateralsten Theil stärker an, so dass er hier erheblich verbreitert erscheint. Jedenfalls umfasst dieses verbreiterte, auf Fig. 43 als *D'* bezeichnete Areal erheblich mehr als das vorher beschriebene Feld *D*. Weiterhin wird allmählich fast das ganze Fussgebiet von grauen Balken zerklüftet. Im Niveau des Corpus mamillare ballt sich dies Grau im medialsten Theil zu einer ziemlich compacten Masse zusammen, die dem Ganglion intrapedunculare von *Pseudochirus* und wohl auch der Substantia reticularis medialis pedis der Monotremen entspricht. Die STILLING'schen Fasern der Tractus opticus verhalten sich zum Hirnschenkelfuss ganz wie bei den beiden Monotremen. Der Abzug der Fussfasern in die innere Kapsel gestaltet sich deshalb so complicirt, weil sie sich hier mit dem mächtigen unteren Sehhügelstiel kreuzen.

Die Monotremen und Insectivoren bieten bezüglich des Hirnschenkelfusses keine wesentlichen Abweichungen von den Marsupialiern.

18. Pedamentum laterale. Ganglion interpedunculare. Fasciculus retroflexus. Ganser'sches Bündel.

Das Pedamentum laterale von ***Macropus*** bietet insofern ein besonderes Interesse, als es sehr deutlich in zwei Faserareale zerfällt. Das dorsale Subareal erscheint hellgrau und besteht aus vielen feinen dichtgedrängten Faserquerschnitten. Das ventrale Subareal bildet um den dorsolateralen Quadranten des Ganglion interpedunculare einen tiefschwarzen, allerdings vielfach von grauer Substanz durchbrochenen Saum. Sobald sich beiderseits der Fasciculus retroflexus formirt hat, umgeben ihn die dunkeln Fasern des ventralen Subareals scheidenförmig. Medial schliessen sie sich ihm sofort an, lateral stehen sie anfangs noch sehr locker. Auf Objecttr. LXXIII ist der Fasciculus retroflexus bereits von den genannten Saumfasern umschlossen, und diese begleiten ihn nun auf seinem ganzen Weg bis zum Ganglion habenulae (vergl. Fig. 43). Das dorsale Subareal des Pedamentum laterale bleibt hingegen an Ort und Stelle und grenzt also nunmehr lateral direct an den Pedunculus corporis mamillaris.

Der Fasciculus retroflexus verläuft in der gewöhnlichen Weise, den Fasciculus tegmento-mamillaris lässt er medial liegen. Auf Fig. 43 ist dieser als dunkler Punkt etwa $2^1/_2$ mm ventromedial vom unteren Rand des Fasciculus retroflexus (*FM*) eben zu erkennen. Er lässt sich oralwärts bis zu seiner Vereinigung mit dem Fasciculus thalamo-mamillaris verfolgen. Caudalwärts hebt er sich lange Zeit als ein geschlossener Querschnitt sehr gut ab. Er liegt zwischen Raphe und rothem Kern. In der Gegend, wo die Wurzelbündel des Oculomotorius durch die Haube durchtreten, wird seine Abgrenzung unscharf und daher seine Verfolgung unsicher. Es ist möglich, aber nicht nachweisbar, dass er schliesslich entsprechend der üblichen Annahme zum Ganglion tegmenti profundum gelangt.

1) HATSCHEK (Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., 1903, Heft 10, p. 97, Fig. 6) bildet es auch bei *Perameles* ab.
2) Vergl. HATSCHEK, Arb. a. d. Wien. Neurol. Inst., 1904, Bd. XI, p. 143, Fig. 5.

Das GANSER'sche Bündel entsteht theils aus dem ventralen bandförmigen Grau des Ganglion interpedunculare, theils wohl auch aus dem hellgrauen dorsalen Subareal des Pedamentum laterale. Es zieht dann wie bei *Echidna* neben der Raphe dorsalwärts und zugleich spinalwärts. Es ist nicht ganz so scharf abgegrenzt wie bei *Echidna*. Schliesslich endet es wie bei dieser im Höhlengrau des Aquäducts, und zwar im hinteren Bereich der hinteren Vierhügel.

Bei dem **Igel** zerfällt das Pedamentum laterale nicht so deutlich in zwei Subareale; dementsprechend sind die dunklen Begleitbündel des Fasciculus retroflexus auch nicht so scharf ausgeprägt. Die GANSER-schen Bündel müssen in Folge der starken Breitenausdehnung des Nucleus centralis superior medianus sehr weit seitlich ausbiegen und verlieren dabei ihren geschlossenen Charakter, so dass die Verfolgung bis zum Höhlengrau hier wesentlich mehr Schwierigkeit bietet.

Bei ***Vespertilio murinus*** finde ich ähnliche Verhältnisse wie beim Igel. Der Contrast zwischen dem kleinen Fussareal und dem colossalen Ganglion interpedunculare ist besonders auffällig. Das GANSER-sche Bündel scheint noch schwächer entwickelt zu sein als beim Igel.

19. Thalamusgebiet.

Ich behalte die Erörterung der vergleichenden Anatomie des Thalamusgebiets einer speciellen Abhandlung vor, in der ich auch auf die Thalamuskerne und Thalamusbahnen zurückkommen werde. Heute will ich nur wenige Bemerkungen über diesen Gegenstand an die Fig. 43 und die beistehenden **Figg. 44 und 45** anknüpfen.

Das Corpus geniculatum mediale erscheint, wie erwähnt, bei *Macropus* auf Objecttr. LXI. Entsprechend der starken Entwickelung der lateralen Schleife hat es eine sehr grosse Ausdehnung und wölbt den seitlichen Contour des Mittelhirns stark vor. Die Faserung des Tractus opticus dringt theils an seiner Basis, also in der Furche zwischen ihm und dem Hirnschenkelfuss ein, theils umkleidet sie seine ganze Oberfläche und lässt sich jenseits derselben bequem in das Stratum opticum des vorderen Vierhügels verfolgen. Gegenüber den Monotremen ist jedenfalls die enorme Mächtigkeit der medialen oder hinteren Tractuswurzel sehr bemerkenswerth. Auf Objecttr. LXVII erscheint zuerst das Gros der Fasern der lateralen Tractuswurzel. Auffällig ist mir in diesen Ebenen nur ein Faserbüschel, welches hier lateral von den aufsteigenden Fasern der Vordervierhügelschleife und auch lateral von der MEYNERT'schen Kreuzung aus dem Grau der Haube entspringt und sich sehr unregelmässig gegen den lateralen Bezirk der Substantia nigra hin entbündelt. Auf Objecttr. LXVIII taucht in der Masse der lateralen Tractuswurzel graue Substanz auf. Es kann sich natürlich nur um das Corpus geniculatum laterale handeln. Diese nimmt nun sehr rasch an Umfang zu, während das Corpus geniculatum mediale sich verkleinert. Letzteres liegt also zwischen Pes pedunculi und Corpus geniculatum laterale bezw. lateraler Tractuswurzel. Auf Objecttr. LXX communicirt das Corpus geniculatum laterale bereits mit dem Grau des Vordervierhügels. Auf Objecttr. LXXII beginnt eine weitere wichtige Veränderung. Das Corpus geniculatum laterale zerfällt in eine äussere, durch seinen starken Fasergehalt schwärzlich erscheinende, an grossen Zellen reichere Schale (*Sch*) und einen helleren, faserärmeren Kern (*K*). Ob *Sch* mit dem Corpus geniculatum laterale ventrale und *K* mit dem Corpus geniculatum laterale dorsale von *Echidna* zu homologisiren ist, muss dahingestellt bleiben. Kern und Schale sind durch einen Fasersaum *S* scharf getrennt. Der Kern *K* zeigt insofern eine weitere Differenzirung, als seine Faserarmuth gegen das Innere zu noch fortgesetzt zunimmt. Auch die Schale *Sch* sondert sich bald in 3 Schichten: eine äusserst schmale helle Schicht Sch^1, eine mittlere, an dickeren Faserbüscheln reiche und daher besonders dunkel erscheinende Schicht Sch^2 und eine innere, durch ein feines Fasergeflecht aus-

gezeichnete, nicht ganz so dunkel erscheinende Schicht *Sch*³. Auf Fig. 43 lassen sich alle diese Verhältnisse bequem übersehen. Eine Bezeichnung (*Sch*³) ist nur zur innersten Schicht der Schale gesetzt. Medial von ihr folgt der Fasersaum *S* und dann der Kern *K*, lateral erst *Sch*², dann *Sch*¹ und schliesslich der Faserüberzug der lateralen Tractuswurzel. Das Corpus geniculatum mediale liegt noch immer ventromedial von der Schale des Corpus geniculatum laterale und ventral vom Kern des Corpus geniculatum laterale. Es wird medialwärts durch einen Faserstreifen begrenzt, der grösstentheils aus Fasern des Hintervierhügelarms, zum Theil aber auch aus Fasern der lateralen Schleife besteht. Medialwärts von diesem Streifen sieht man einen schmalen hellen Bezirk, den ich, um nichts zu präjudiciren, mit *L* bezeichne. Dann folgt medialwärts eine dunkle Kernmasse, welche bis zur dorsalen Sehhügeloberfläche reicht und als *M* bezeichnet werden mag. Sie nimmt die Hauptmasse der Fasern der Sehhügelschleife auf. An der Dorsalfläche markirt sich die Grenze von *K* und *M* durch eine ziemlich tiefe Furche *u*, innerhalb deren viele Faserbündel des Stratum zonale in die Tiefe treten. Medial von *u*, zwischen der Commissura posterior und dem medialsten Theil des Stratum zonale liegt die graue Masse *N*. Diese nimmt den grössten Theil der in der Furche *u* in die Tiefe getretenen Bündel auf. Sie gehört streng genommen noch zum mittleren und tiefen Grau des vorderen Vierhügels.

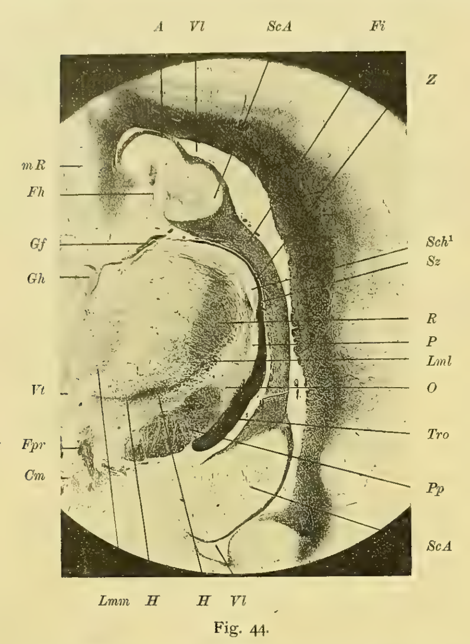


Fig. 44.



Fig. 45.

Fig. 44. Querschnitt durch den Hirnstamm von *Macropus rufus*. Objecttr. CV, Schn. 1. PAL'sche Färbung. Vergr. knapp 3 : 1. *A* Alveus. *Cm* Corpus mamillare. *Fh* Fissura hippocampi. *Fi* Fimbria. *Fpr* Fasciculus princeps. *Gf* längsgeschnittenes Blutgefäss. *Gh* Ganglion habenulae. *H* H-Feld von FOREL. *Lml* Lamina medullaris lateralis thalami. *Lmm* Lamina medullaris medialis thalami. *mR* mediale Rinde. *O, P, R* siehe Text. *Pp* Pes pedunculi. *ScA* Subiculum cornu Ammonis. *Sch*¹ Schale des Corpus geniculatum laterale (äusserste Schicht), vergl. Text p. 915. *Sz* Stratum zonale des Sehhügels. *Tro* Tractus opticus. *Vl* Ventriculus lateralis. *Vt* Ventriculus tertius. *z* Spaltraum zwischen Fimbria und Thalamus.

Fig. 45. Querschnitt durch den Hirnstamm von *Macropus rufus*. Objecttr. CXLV, Schn. 2. PAL'sche Färbung. Vergr. reichlich 3 : 1. *A* Alveus. *Al* Ansa nuclei lentiformis. *Ap* Fasern der Ansa peduncularis, die grösstentheils zu dem medial von der Habenula, in der dorsomedialen Sehhügelecke gelegenen Grau gelangen. *Ce* Capsula externa. *CM* MEYNERT'sche Commissur. *Coa* Fasermasse, die für die Commissura anterior bestimmt ist. *Cr* Corona radiata (grösstentheils oberer Sehhügelstiel). *Cr'* Bündel der Corona radiata, welche den Linsenkern durchbrechen. *Fi* Fimbria. *Fo* Fornixsäule. *H* Habenula. *Oh'* Marklager in der Umgebung des Hakens des Oberhorns. *Pl'* Faserbündel, die sich spinalwärts in das Pedamentum laterale verfolgen lassen. *Pu* Putamen. *ScA* Subiculum cornu Ammonis. *u'* Fasern aus der mittleren Commissur, die zu dem schmalen Kern *U* ziehen (s. Text). *VA* VICQ D'AZYR'sches Bündel. *Vt* Ventriculus tertius. *y* Fasern, die aus einem hier gelegenen Thalamuskern nachträglich zum Stabkranz ziehen.

Die soeben geschilderte Situation erhält sich nun ziemlich lange, nur verwischen sich die Grenzen zwischen *K* und *Sch* und zwischen Sch^2 und Sch^3 allmählich mehr und mehr. Der Saum *S* ist schon auf Objecttr. LXXXV sehr undeutlich geworden; statt seiner findet man eine zunehmende Ansammlung von Faserquerschnitten in Sch^3. Das Corpus geniculatum mediale wird mehr und mehr von der Oberfläche abgedrängt, so dass an dieser schliesslich Corpus geniculatum laterale (Schale) und Hirnschenkelfuss zusammenstossen. Zur Orientirung bemerke ich noch, dass auf Objecttr. LXXXVII bereits die Commissura posterior aus der Medianebene wieder verschwindet.

Auf Objecttr. XCV spitzt sich bereits die Markbekleidung des Corpus geniculatum laterale zum Tractus opticus ventralwärts zu. Etwa in demselben Niveau tritt zwischen dem Pes pedunculi und dem Corpus geniculatum laterale eine neue graue Masse *O* auf, welche zangenartig den lateralsten Theil des Hirnschenkelfusses umfasst. Sie kehrt in der ganzen Säugethierreihe überall wieder und darf wohl zu dem sogenannten Corpus geniculatum laterale ventrale gerechnet werden.

Objecttr. CV (Fig. 44) zeigt erhebliche Umgestaltungen der grauen Kerne. Der Kern *O* ist noch an seiner alten Stelle, erstreckt sich aber jetzt zipfelförmig ausgezogen weit dorsolateralwärts. An diesen zipfelförmigen Fortsatz schliesst sich eine mit *P* bezeichnete graue Masse an. Diese ist schon auf Objecttr. XCI deutlich zu erkennen und entwickelt sich im Zusammenhang mit Sch^1, gewissermaassen als ein ventraler Ausläufer von Sch^1. Von der Schale des Corpus geniculatum laterale ist nicht mehr viel übrig, doch erkennt man noch deutlich ihre äusserste Schicht Sch^1 und innen als feiner Schatten ihr anliegend, die oben erwähnte Faseransammlung im Feld Sch^3.

Das Corpus geniculatum mediale ist verschwunden. Das Feld *R* stellt ein grosses Areal dichtgedrängter quergeschnittener Nervenfasern dar, welches von zahlreichen Bündeln längsgeschnittener Nervenfasern schräg durchzogen wird. Die Herkunft der quergeschnittenen Fasern ist nicht leicht festzustellen. Wenn ich mich nicht sehr irre, handelt es sich um Fasern, die theils aus der mehrfach erwähnten Faseransammlung des Feldes Sch^3, theils aus dem Feld *Hva* der Fig. 43 stammen. Es würde sich also um den Stabkranz des Corpus geniculatum laterale und mediale und zum Theil vielleicht auch um einen directen Vierhügelstabkranz handeln. Die weitere Verfolgung der Serie ergiebt nämlich, dass das Feld *R* direct in das Marklager der Hemisphäre übergeht. Freilich ist damit für diese Fasersysteme eine Lagerung gegeben, die von derjenigen bei den Aplacentaliern erheblich abweicht. Die längsgetroffenen Bündel des Feldes *R*, denen das Feld sein streifiges Aussehen verdankt, stammen aus dem Tractus opticus und ziehen zu den medialen Theilen des Thalamus.

Der feine Fasersaum *Lml*, welcher sich aussen an das Feld *R* anschliesst, kann wohl unbedenklich als Lamina medullaris lateralis thalami gedeutet werden. Er hängt in bekannter Weise mit dem *H*-Feld von Forel zusammen. Da hier graue und weisse Substanz gemischt sind, kommt ein ausgesprochenes „Stratum reticulatum" zu Stande. Die Substantia nigra ist bereits durch das Corpus Luysii ersetzt.

Dorsal von *H* liegt ein quer-linsenförmiges Feld (auf der Figur nicht bezeichnet), das von zahlreichen schräggeschnittenen Bündeln durchsetzt wird. Es erinnert an den ventralen Gitterkern von Nissl. Um nichts zu präjudiciren, bezeichne ich es mit dem Buchstaben *S*. Es verbreitert sich dorsolateralwärts übrigens in bestimmten Ebenen ganz ähnlich wie die Abtheilung *nlve* des Nucleus lateralis von Obersteiner (Lehrbuch, p. 377, Fig. 168). Dorsal von *S* und medial von *R* liegt ein grosses helles, also relativ faserarmes Feld. Spinalwärts lässt es sich von dem Innentheil *K* des Corpus geniculatum laterale nicht scharf abgrenzen. Die Deutung dieses Feldes als Nucleus lateralis thalami liegt sehr nahe. Es wird im Folgenden als *T* bezeichnet. Medial von *T* folgt ein Faserfeld *Lmm*, das ich als Lamina

medullaris medialis thalami auffasse. Der von ihm eingeschlossene Kern wäre sonach als Nucleus medialis thalami zu bezeichnen. Dorsal von ihm liegt das Ganglion habenulae (*Gh*).

Auf Objecttr. CXV erscheint zum ersten Mal auf der Dorsalfläche des Thalamus lateral von dem Ganglion habenulae ein an den Nucleus dorsalis magnus s. anterior thalami erinnernder Kern *U*. Er hat zunächst dreieckige Gestalt und ist ziemlich scharf durch eine Fasernaht abgegrenzt. Seine Zellen sind auffällig gross (längerer Durchmesser ca. 40 μ). Oralwärts nimmt er die Form einer schmalen Zunge an, welche sich dem Querschnitt der Habenula lateral und ventrolateral anlegt. Vergl. Fig. 45. Das Vicq d'Azyr'sche Bündel (*VA*) ist relativ stark entwickelt und endet in einem neben *U* gelegenen grösseren Kern. Diese graue Masse, welche auf Fig. 45 im Uebrigen lateral von Nucleus anterior die Hauptmasse des Thalamus ausmacht, wäre sonach als eigentlicher Nucleus dorsalis magnus s. anterior thalami anzusprechen. Sie ist übrigens von *T* nicht scharf getrennt. Der Kern *U* steht mit dem Kern der mittleren Commissur durch ein Bündel *u'* in Verbindung.

Ich muss mich vorerst mit dieser cursorischen Darstellung der Thalamuskerne begnügen und auf alle eingehenden vergleichend-anatomischen Erörterungen verzichten; denn einerseits sind die mir vorzugsweise zu Gebote stehenden Pal-Serien zur Frage der Abgrenzung grauer Kerne nicht ausreichend, und andrerseits sind die Voruntersuchungen auf diesen Gebieten in der Placentalierreihe noch zu lückenhaft. Ich beschränke mich daher auf einige wenige Bemerkungen.

Zunächst möchte ich bezüglich der Terminologie vor allen Bezeichnungen wie „hinterer lateraler", „vorderer" etc. Kern warnen. Sie sind vergleichend-anatomisch schon deshalb unbrauchbar, weil die Lage eines und desselben Kerns in der Thierreihe schwankt. Es empfiehlt sich vielmehr, wie dies oben geschehen ist, für jede Thiergattung die einzelnen Kerne mit nichts präjudicirenden Buchstaben zu bezeichnen. Wenn dann später die Homologien von Gattung zu Gattung bestimmt sind, wird man zunächst die Buchstabenbezeichnungen generell durchführen müssen. Weiterhin bleibt es dann unbenommen, schliesslich die Buchstaben durch Namen zu ersetzen, welche einer charakteristischen Eigenschaft des bezüglichen Kerns, z. B. seiner Form entlehnt sind oder auf den Namen eines Anatomen Bezug nehmen, der sich um die Abgrenzung des bezüglichen Kerns besonders verdient gemacht hat. Die heutigen rein topographischen Beziehungen haben jedenfalls einen heillosen Wirrwar angestiftet [vergl. z. B. Kölliker, Gewebelehre, p. 540ff. und Fig. 661 ff. [1]]. Dabei ist es natürlich zulässig, einigen wenigen in ihren Homologien bereits genügend aufgeklärten Hauptkernen ihre eingebürgerten, wenn auch unzweckmässigen Bezeichnungen (Nucleus anterior u. s. f.) zu lassen.

Sachlich ist bemerkenswerth, dass die Anordnung der Kerne des Sehhügels bei den Marsupialiern von derjenigen bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* sehr erheblich abweicht. Daher bleiben auch die Homologien sehr zweifelhaft. Insbesondere scheint mir die Homologie des p. 822 erwähnten und mit aller Reserve als Nucleus dorsomedialis posterior bezeichneten [2]) Kerns noch ganz unsicher. Dasselbe gilt für den dort als *Nx* bezeichneten Kern. Ich hoffe an anderer Stelle auf diese Fragen zurückzukommen. Die Einfachheit, welche Auerbach [3]) in einer Discussionsbemerkung zu dem Nissl'schen Vortrag über die Sehhügelkerne des Kaninchens für diejenigen der Marsupialier behauptet hat, besteht sicher nicht.

20. Nucleus caudatus und Nucleus lentiformis.

Fig. 46 (Objecttr. CLXI, Schnitt 1) giebt einen Ueberblick über die Lage des Nucleus caudatus und Nucleus lentiformis bei *Macropus* etwa im Niveau der stärksten Entwickelung der vorderen Commissur.

1) Beiläufig bemerkt, ist auf Fig. 663 nach meiner Ueberzeugung das Corpus gen. med. falsch angegeben.
2) Auch hier wäre eine Buchstabenbezeichnung vorzuziehen.
3) Tagebl. d. Naturf. Vers. zu Heidelberg 1889, p. 511.

Der Nucleus caudatus hat hier im Querschnitt die Form einer langgestreckten schräggestellten Ellipse. Der vordere Schenkel der inneren Kapsel ist sehr breit und wird hie und da von einem Netzwerk grauer Substanz durchsetzt. Der Linsenkern hat etwa die Form eines verzogenen Halbkreises. Eine Differenzirung in Globus pallidus und Putamen fehlt hier fast vollständig; nur bei *Glp* ist ein Rest des Globus pallidus zu erkennen, der übrigens auf den vorangegangenen Schnitten recht gut entwickelt war. Die Capsula externa ist sehr breit. Ob die kleinen Anhäufungen grauer Substanz in der letzteren als rudimentäres Claustrum zu deuten sind, bleibt sehr zweifelhaft. Die Oberfläche des Nucleus caudatus ist namentlich in seinem lateralen Abschnitt von einem freien Stratum zonale bekleidet, welches sich am lateralen Rand des N. caudatus in der bekannten Weise zum Fasciculus nuclei caudati verdichtet.

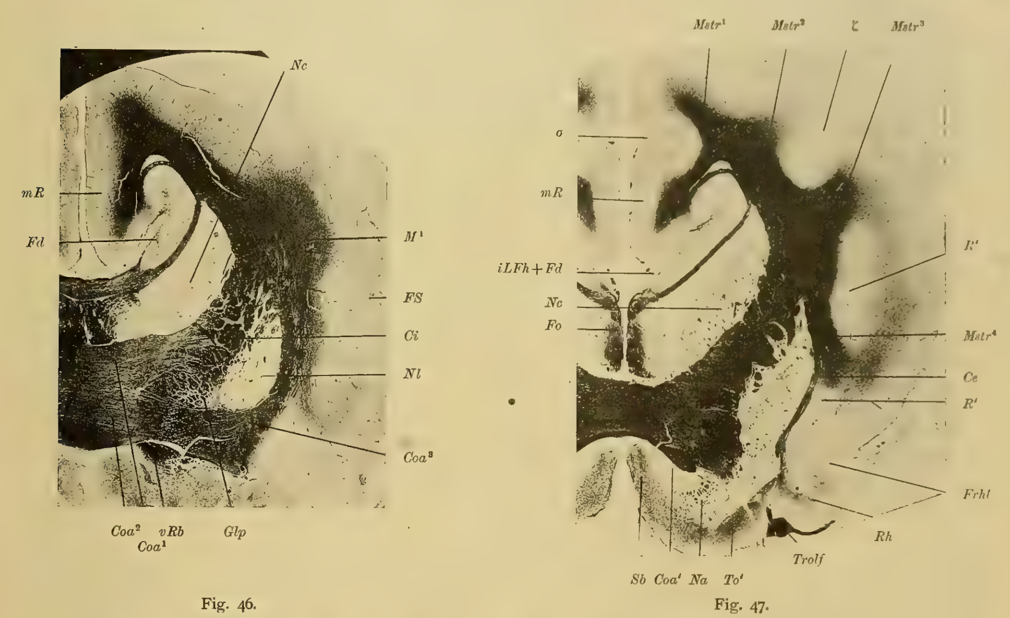


Fig. 46. Fig. 47.

Fig. 46. Querschnitt durch das Gehirn von *Macropus* etwa im Bereich der stärksten Entwickelung der Commissura anterior. Objecttr. CLXI, Schn. 1. PAL'sche Färbung. Vergrösserung reichlich 3:1. *Ci* Capsula interna. *Coa¹* dorsaler, *Coa²* ventraler Theil der Commissura anterior, *Coa³* Ursprung der Comm. ant. aus der Capsula externa. *Fd* Fascia dentata. *FS* Fissura Sylvii. *Glp* Rest des Globus pallidus. *mR* mediale Rinde. *M¹* siehe Erklärung zu Fig. 43. *Nc* Nucleus caudatus. *Nl* Nucleus lentiformis (Putamen). *vRb* vorderes Ringbündel (die zerstreuten Bündel rechts von dem Strich; die compacte Masse, in welcher der Strich endet, stellt das unterste Feld des von der Commissura anterior durchbrochenen Hirnstammes dar).

Fig. 47. Querschnitt durch das Gehirn von *Macropus* in den oralen Ebenen der vorderen Commissur. Objecttr. CLXXIII, Schn. 1. PAL'sche Färbung. Vergrösserung 3,5:1. *Ce* Capsula externa. *Coa'* ventralster Theil der vorderen Commissur (derselbe lässt sich beiderseits als basalstes Feld des vorderen Schenkels der inneren Kapsel dank seiner dunklen Farbe sehr weit frontalwärts verfolgen, bis er schliesslich mit dem Marklager des Rhinencephalon verschmilzt). *Fo* Fornixfeld. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis. *iLFh + Fd* innere Lippe der Fissura hippocampi mit der Fascia dentata. *mR* mediale Rinde. *Mstr¹*, *Mstr²*, *Mstr³*, *Mstr⁴*, Hauptmarkstrahlen des Hemisphärenmarklagers. *Na* Nucleus accumbens. *Nc* Nucleus caudatus. *R'* tiefe Rinde. *Rh* Rhinencephalon. *Sb* Septumbündel. *To'* Mark des Tuberculum olfactorium. *Trolf* Tractus olfactorius. ζ, σ siehe 1. Monographie, p. 55 u. 56.

Auf den folgenden Schnitten sieht man noch immer einzelne starke, schräg getroffene Faserbüschel in mannigfachen Richtungen den Nucleus caudatus durchsetzen. Hier und da schlägt sich auch eine breitere Brücke grauer Substanz vom Nucleus caudatus zum Nucleus lentiformis hinüber. In solchen Brücken verlaufen regelmässig zerstreute Fasern, welche sich in dem N. caudatus ausbreiten. Die Fasern der vorderen Commissur lassen sich zum Theil dank ihrer hellen Farbe oft sehr weit dorsolateralwärts im vorderen Schenkel der

inneren Kapsel verfolgen. Der Faserzug zur vorderen Commissur aus der Capsula externa (also ventral an dem Linsenkern vorbei) hört erst auf Objecttr. CLXXIII auf. Vergl. **Fig. 47.** Der Linsenkern verschmilzt nun mit einer grauen Masse, welche schon längst ventral von dem Seitentheil der Commissura anterior lag. Es ist dies der Nucleus accumbens meiner Nomenclatur. Er könnte geradezu als ein Adnex des Linsenkerns bezeichnet werden, wenn nicht seine Bahnverbindungen erheblich von denjenigen des Linsenkerns abwichen. Dieser Nucleus accumbens nimmt auch ganz wie bei *Echidna, Ornithorhynchus, Pseudochirus* u. s. f. das vordere Ringbündel im Wesentlichen auf. Man kann an ihm auf lange Strecken einen netzförmigen medialen und einen compacten lateralen Theil unterscheiden. Später, d. h. in frontaleren Ebenen — vergl. **Fig. 48** — schlägt er sich um den Bodenspalt des Vorderhorns herum auf die Medialwand des letzteren und verschmilzt hier mit dem Septumgrau, von dem er sich jedoch histologisch erheblich unterscheidet. Das eigenthümlich streifige Aussehen des vorderen Kapselschenkels beruht darauf, dass noch immer schichtweise zwischen den schräg oder längs getroffenen hell erscheinenden Fasern der Commissura anterior die quergeschnittenen Fasern des Hirnstammes liegen. Es sind das Fasern, die sich bequem spinalwärts theils in das Sehhügelgebiet bezw. die Haube, theils in das Fussareal verfolgen lassen. Das auf Fig. 46 mit *vRb* bezeichneten Gebiet stellt z. B. den ventralsten Theil der aus der Haube stammenden Fasern dar. Aus dem schmalen Saum am lateralen Rand des Linsenkerns scheinen jetzt auch Fasern zum Mark des Tuberculum olfactorium zu ziehen. Allmählich sammelt sich weiterhin ein immer stärkeres Faserfeld lateral vom Linsenkern, während dieser selbst sich sehr rasch verschmälert. Namentlich in der lateralen Ecke des Tuberculum olfactorium, ventrolateral von dem Uebergang des N. lentiformis in den Nucleus accumbens, bekommt dies Faserareal eine ansehnliche Breite. Es liegt hier der F. rhinalis medialis und dem Tractus olfactorius unmittelbar gegenüber. Auf Objecttr. CLXXXIX ist der Linsenkern völlig verschwunden, während der N. caudatus noch eine ansehnliche Breite hat. Da sich der vordere Schenkel der inneren Kapsel von Objecttr. CLXXVII ab fortgesetzt lateralwärts verschoben hat, so hat sich immer mehr graue Masse zwischen Vorderhorn und Kapselschenkel eingeschoben. So kommt es, dass jetzt der noch immer sehr gut ausgeprägte Nucleus accumbens breit mit dem N. caudatus zusammenhängt. Daraus ergiebt sich ferner, wie willkürlich die Abgrenzung des N. caudatus von dem N. lentiformis ist. Sie hängt lediglich von dem Durchbruch des Kapselschenkels ab. Man kann also nur rein äusserlich topographisch von einem Verschwinden des Linsenkerns und einer Zunahme des Schweifkerns in diesen Ebenen sprechen. Richtiger sagt man: der Nucleus lenticulostriatus wird in oralen Ebenen von der inneren Kapsel immer weiter lateral, d. h. in grösserer Entfernung vom Vorderhorn durchbrochen. Sehr bemerkenswerth scheint mir, dass nunmehr auch in zunehmender Zahl Fasern aus dem Fasciculus nuclei caudati am lateralen Rand des N. caudatus basalwärts ziehen. Auch das Stratum zonale des N. caudatus prägt sich in diesen Ebenen stärker aus. Zugleich

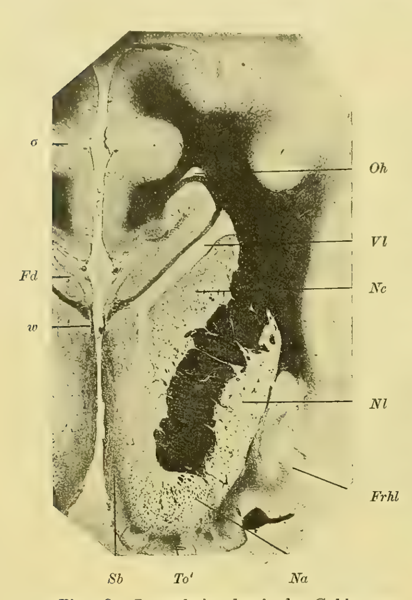


Fig. 48. Querschnitt durch das Gehirn von *Macropus* vor der vorderen Commissur. Objecttr. CLXXVII, Schn. 2. PAL'sche Färbung. Vergr. 3,5 : 1. *Fd* Fascia dentata. *Frhl* Fissura rhinalis lateralis. *Na* Nucleus accumbens. *Nc* Nucleus caudatus. *Nl* Nucleus lentiformis. *Oh* Oberhorn (scheinbar abgeschnürt). *Sb* Septumbündel (vergl. diese Monographie p. 832 u. 833). *To'* Markinseln im Gebiet des Tuberculum olfactorium. *Vl* Seitenventrikel. *w* oberflächliches Septumbündel. σ siehe I. Monographie, p. 56.

tritt nun eine rasche Reduction des Nucleus accumbens ein. Aeusserst mächtige Faserbündel ziehen aus den zerstreuten Bündelquerschnitten des N. accumbens und dem Marklager des Tuberculum olfactorium in der medialen Hemisphärenwand empor. Ein kleinerer Theil liegt ganz oberflächlich, die Hauptmasse liegt unmittelbar unter dem Ependym des Vorderhorns. Auffällig ist der Reichthum der Rinde an Associationsfasern. Zuweilen wird dadurch die Rinde schon makroskopisch in eine tiefe und in einer oberflächliche Schicht zerlegt. Um die Fissura rhinalis lateralis herum bilden diese Associationsfasern streckenweise geradezu einen Halbkreis.

Erst auf Objecttr. CXCV verschwindet auch der Nucleus caudatus, und damit ist das Vorderhorn allseitig von weisser Substanz umgeben. Der Fasciculus nuclei caudati ist noch immer vorhanden. Er bekleidet hier die ganze Ventrikelwand von der dorsalen Spitze bis zum Boden. Der Vollständigkeit wegen füge ich noch hinzu, dass auf Objecttr. CXCVII die Abschnürung des Riechventrikels vom Vorderhorn Hand in Hand mit dem tieferen seitlichen Einschneiden der Fissura rhinalis lateralis erfolgt. Das Vorderhorn ist leicht S-förmig gekrümmt und noch immer an der lateralen Wand von einer dem Fasciculus nuclei caudati entsprechenden Faserschicht bekleidet. Der Riechventrikel hat die Form eines schräggestellten gleichschenkligen Dreiecks, dessen Spitze ventromedialwärts gerichtet ist und dessen Seiten etwas eingebuchtet sind. Das weitere Verhalten deckt sich in den wesentlichen Punkten mit demjenigen, wie ich es für *Pseudochirus* beschrieben habe.

Der Vergleich mit den Monotremen und Insectivoren, den ich im Einzelnen noch nicht durchzuführen vermag, lehrt jedenfalls so viel, dass die Aehnlichkeit des Aufbaues in diesen Gebieten sehr gross ist. Es handelt sich offenbar um phylogenetisch sehr alte und daher sehr stabile Gebilde.

Ich schliesse damit diese Monographien nach etwa 10-jähriger, allerdings vielfach unterbrochener Arbeit ab. Ich bin mir wohl bewusst, dass das Centralnervensystem der Aplacentalier damit noch keineswegs in allen wesentlichen Punkten aufgeklärt ist. Insbesondere ist auch der Vergleich mit dem Placentaliergehirn noch an sehr vielen Punkten nicht ausführbar gewesen, weil Vorarbeiten fehlen und einfache Serienuntersuchungen in den Fragen der Leitungsbahnen und damit auch der Homologien oft nicht ausreichen. Es bedarf also noch vieler Arbeit und namentlich des Zusammenwirkens vieler Arbeiter. Ich hoffe, dass es mir vergönnt sein wird, an dieser gemeinsamen weiteren Arbeit mich noch öfters zu betheiligen.

Berichtigung.

p. 803 Zeile 2 u. f. muss es heissen:

„Der Austrittsschenkel des N. facialis durchbricht den obersten Theil der spinalen Quintuswurzel, zum Theil verläuft er auch zwischen diesem und dem Eintrittsfeld des N. vestibularis."

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3449

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

SECHSTER BAND.

2. Theil.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

DRITTER BAND: MONOTREMEN UND MARSUPIALIER. II. 2. THEIL.

MIT 48 FIGUREN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3449

